

SÉRIE , N°
N° D'ORDRE :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

David KEILIN

LICENCIÉ ÈS-SCIENCES NATURELLES

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES LARVES DE DIPTÈRES CYCLORHAPHES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

16 JUIN 1917

Soutenues le *devant la Commission*
d'examen

Président : MM. CAULLERY
Examineurs { MATRUCHOT
LÉON BERTRAND

PARIS

Edition du Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique
3, Rue d'Ulm

1915



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE , N°

N° D'ORDRE :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

David KEILIN

LICENCIÉ ÈS-SCIENCES NATURELLES

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES LARVES DE DIPTÈRES CYCLORHAPHES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.



16 JUIN 1917

Soutenues le

*devant la Commission
d'examen*

Président : MM. CAULLERY

Examineurs { MATRUCHOT
LÉON BERTRAND

PARIS

Edition du Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique
3, Rue d'Ulm

1913

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	P. APPELL, <i>Profess.</i>	Mécanique analytique et mécan. céleste
<i>Doyen honoraire</i>	G. DARBOUX, —	Géométrie supérieure.
<i>Profess. honoraires.</i> ..	{ Ch. WOLF. J. RIBAN.	

<i>Professeurs</i>	LIPPMANN	Physique.
	BOUTY.....	Physique.
	BOUSSINESQ	Phys.mathém. et calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supér. et algèbre supérieure
	Y. DELAGE	Zoologie,anatomie,physiologie compar.
	G. BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie
	KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN.....	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET.....	Physique —
	WALLERANT.....	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie.
	PAINLEVÉ.....	Mécanique rationnelle.
	HAUG	Géologie.
	HOUSSAY.....	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.	Chimie.
	G. BERTRAND.....	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale.
	CAULLERY	Zoologie (Évolution des êtres organisés)
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	EMILE BOREL	Théorie des fonctions.
	MARCHIS.....	Aviation.
	JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
	G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physiol. comparée
	MATRUCHOT.....	Botanique.
	ABRAHAM.....	Physique.
	CARTAN.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	CL. GUICHARD.....	Mathématiques générales.
	MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	N.....	Application de l'analyse à la géométrie.
	N.....	Histologie.
<i>Professeurs-adjoints.</i>	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
	LEDUC.....	Physique.
	MICHEL.....	Minéralogie.
	HEROUARD.....	Zoologie.
	LÉON BERTRAND...	Géologie.
	RÉMY PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	COTTON	Physique.
	LESPIEAU	Chimie.
	GENTIL.....	Pétrographie.
	SAGNAC.....	Physique (Enseignement P. C. N.).
	PEREZ.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
<i>Secrétaire</i>	D. TOMBECK.	

A MES MAITRES

MM. LES PROFESSEURS

M. CAULLERY

ET

E. RABAUD

En témoignage
respectueux et reconnaissant,
je dédie ce travail.

D. KEILIN

RECHERCHES SUR LES LARVES DE DIPTÈRES CYCLORHAPHES

Cycle évolutif de « *Pollenia rudis* Fabr. »,
parasite d' « *Allolobophora chlorotica* Sav. » —
Biologie comparée des larves de Diptères.

(avec 27 figures dans le texte et les planches I-XVI).

SOMMAIRE.

Préface.

Introduction.

Matériel.

PREMIERE PARTIE.

LE PARASITISME DANS LES OLIGOCHÈTES ET LE CYCLE ÉVOLUTIF DE
POLLENIA RUDIS FABR.

CHAP. I. — *Données préliminaires*

- § 1. Connaissances antérieures sur la biologie de *Pollenia rudis*.
- § 2. Aperçu des phases principales du cycle.
- § 3. L'hôte (*Allolobophora chlorotica* Sav.).

CHAP. II. — *Étude des diverses phases du cycle.*

- § 1. Phase intracœlomique.
- § 2. Phase de migration.
- § 3. Fixation et mues.
- § 4. Phase de vie libre et nymphose.
- § 5. Biologie de l'adulte, ponte, commencement du cycle.

CHAP. III. — *Réactions diverses de la larve de *Pollenia* au milieu.*

- § 1. Nombre annuel de générations.
- § 2. Déterminisme et durée de l'état hypnodique de la larve intracœlomique.
- § 3. Réaction de l'hôte contre le parasite : formation de kystes phagocytaires ; expulsion de la larve parasite.
- § 4. Sort des larves surnuméraires.
- § 5. Influence de l'hôte sur la variation de taille des parasites adultes.

CHAP. IV. — *Morphologie et anatomie de la larve de Pollenia.*

1. OEuf.
2. Larve primaire, ou Stade I : Morphologie ; Anatomie.
3. Stade II : Morphologie ; Anatomie.
4. Stade III : Morphologie ; Anatomie.
5. Le puparium et la nymphe
6. Éclosion.

CHAP. V. — *Parasitisme des larves de Pollenia rudis dans les autres Oligochètes.*CHAP. VI. — *Autres larves de Diptères parasites des Oligochètes.*

1. Biologie et cycle évolutif de l'*Onesia*.
2. Description morphologique de la larve primaire d'*Onesia sepulchralis* (Larve A).
3. Description morphologique de la larve B (probablement stade III de l'*Onesia sepulchralis*).

CHAP. VII. — *Données bibliographiques sur les Oligochètes parasités par des larves de Diptères.*

DEUXIÈME PARTIE.

BIOLOGIE COMPARÉE DES LARVES DE DIPTÈRES.

CHAP. VIII. — *Examen comparé des cycles évolutifs de Pollenia rudis Fab. et des autres Diptères parasites.*CHAP. IX. — *Rapports nutritifs entre l'insecte parasite et son hôte.*CHAP. X. — *Le comportement parasitaire des Diptères comparé à celui des Hyménoptères.*CHAP. XI. — *Les différents groupes éthologiques parmi les larves de Diptères.*CHAP. XII. — *Le trimorphisme larvaire.*CHAP. XIII. — *Caractères généraux et origine des larves de Diptères cyclorhaphes.*CHAP. XIV. — *Sur la signification originelle et l'évolution de certains organes sensoriels des larves de Diptères.*

Organes sensoriels vestigiaux des pattes.

Organes sensoriels céphaliques.

*Résumé et conclusions.*APPENDICE I. — *Les parasites de Pollenia rudis.*

Champignons.

Hyménoptère (*Trichopria brevipennis* Kief.). Biologie : polyembryonie possible.

APPENDICE II. — *Les parasites des Oligochètes.**Index bibliographique.**Explication des planches.*

PRÉFACE

Ce travail est le résultat de plusieurs années de recherches, faites au laboratoire d'Évolution des êtres organisés à Paris. C'est dans ce laboratoire, dans l'atmosphère d'intimité scientifique qui unit les maîtres aux élèves, que j'ai fait tout mon apprentissage zoologique.

Je dois une profonde reconnaissance à mes maîtres MM. les professeurs M. CAULLERY et E. RABAUD, pour l'intérêt avec lequel ils ont voulu suivre mes recherches, pour les nombreux conseils et encouragements qu'ils n'ont jamais cessé de me prodiguer, ainsi que pour les ressources du laboratoire qu'ils ont bien voulu mettre à ma disposition.

Je dois beaucoup à leur enseignement, que j'ai suivi pendant une longue série d'années, soit au laboratoire d'Evolution de Paris, soit au laboratoire maritime de Wimereux.

J'adresse ici mes vifs remerciements à M. le professeur CH. PÉREZ, pour de précieuses indications concernant l'histologie des Insectes, ainsi que pour la communication de séries de ses préparations, qu'il m'a permis d'étudier.

Dans mes recherches bibliographiques, j'ai été souvent aidé par M. E. BORDAGE qui m'a fait profiter de ses amples connaissances zoologiques.

Je dois à M. E. ROUBAUD d'importants renseignements, au début de mes recherches entomologiques, ainsi que les échantillons très intéressants de certaines larves de Diptères (*Glossina*, *Auchmeromyia*, *Chaeromyia* et *Cordylobia*) et la détermination précise de mes premières éclosions de *Pollenia*.

M. le Docteur J. VILLENEUVE, le savant entomologiste de Rambouillet, avec beaucoup de cordialité, a mis à ma disposition toute sa profonde connaissance des Diptères. C'est à lui que je dois les nombreuses déterminations des espèces qui provenaient

de mes élevages, ainsi qu'un bon nombre d'importants renseignements entomologiques.

A mon ami CL. PICADO T. je dois les renseignements biologiques intéressants concernant les larves de Diptères broméliques, ainsi qu'un riche matériel de ces larves. C'est à lui que je dois aussi l'exécution de la planche II de ce travail.

Enfin je ne dois pas oublier mon ami W. GAMKRELIDZE, qui m'a accompagné dans mes nombreuses excursions aux environs de Paris et qui m'a beaucoup aidé dans la recherche de mes matériaux.

INTRODUCTION

De tous les Insectes, les Diptères peuvent être considérés comme un groupe prédominant, tant par la variété de leurs formes que par le nombre considérable des individus. Très répandus, aussi bien dans les régions tempérées que sous les tropiques, les Diptères n'en sont pas moins les derniers Insectes ou même les derniers animaux terrestres qu'on trouve dans les régions antarctiques en s'approchant vers le pôle. Ce sont eux aussi qui constituent une partie de la faune entomologique des hautes altitudes et enfin bon nombre d'entre eux parcourent leur cycle vital dans l'obscurité des grottes.

Quant aux larves, on peut dire qu'on ne connaît pas d'autres groupes zoologiques, dont les représentants aient, à un stade quelconque de leur développement, une diversité d'habitat comparable à celles des larves de Diptères. En effet, on trouve parmi ces dernières, de vrais parasites des plantes (mineuses ou gallicoles) et des animaux, des prédateurs, des carnivores, des saprophages et enfin des larves qui passent toute leur vie dans l'utérus de leur mère. D'autre part, chacune de ces catégories éthologiques présente un grand nombre de variations, qui entraînent, de la part de ces larves, de nombreuses adaptations. Les parasites des animaux, par exemple, sont hébergés par des hôtes de groupes très différents, comme les Vers, les Arachnides, les Crustacés Iso-podes, les Myriapodes, les Insectes de presque tous les ordres, les Batraciens, les Oiseaux, les Mammifères, l'Homme compris. Il faut encore ajouter que le parasitisme est sujet à des multitudes de variations, tant dans le mode d'infestation que dans les rapports que la larve contracte avec son hôte.

Mais la diversité multiple des conditions biologiques où se trouvent les larves ne se limite pas aux formes parasites. Les

larves libres, carnivores ou saprophages, révèlent aussi une grande diversité d'habitat, qu'on envisage soit leur nourriture, soit le milieu dans lequel elles vivent et se déplacent. Comme une même famille peut renfermer des représentants à adaptations variées, et que le même milieu peut héberger des formes systématiquement éloignées, on trouve parmi les larves de Diptères des cas nombreux de convergence qui, suivant les conditions, portent sur tel ou tel organe. Cela rend l'étude de ces larves particulièrement intéressante et montre toute l'importance et même la nécessité de l'association des études morphologiques et éthologiques.

Dans le présent travail, j'ai pris pour sujet certains phénomènes concernant le parasitisme des larves de Diptères cyclorhaphes.

Je vais étudier d'abord le cycle évolutif et la morphologie larvaire d'un Muscide, *Pollenia rudis* F., parasite intracœlomique d'un Ver de terre, *Allolobophora chlorotica* Savigny. Comme ce cas de parasitisme de Diptère, ainsi que l'association entre ces deux classes, Vers et Insectes, étaient inconnus jusqu'à présent, j'insisterai d'une manière détaillée sur les rapports intimes contractés par le parasite avec son hôte. Les données intéressantes que nous possédons actuellement sur les Diptères parasites des Arthropodes et que nous devons aux travaux de DE MEIJERE (1904) NIELSEN (1909) PANTEL (1898-1913) THOMPSON (1913-1915), TOWNSEND (1908), etc..., ainsi que celles sur les Diptères parasites des Oiseaux et des Mammifères, étudiés par BRAUER, CURTIS, NIELSEN, VANEY etc..., me permettront de comparer le parasitisme de *Pollenia* à celui des autres Diptères et de rechercher ce qui, dans ce parasitisme, est particulier, ce qui est dû à l'hôte et ce qui est commun à tous les cas de parasitisme dûs aux Diptères.

Je comparerai ensuite les larves de Diptères parasites à celles des autres groupements éthologiques et ce pour deux raisons : d'abord pour rechercher les particularités de leur comportement parasitaire, ensuite pour discerner, autant que cela est possible, l'éthologie d'une larve d'après sa structure anatomique ; cela peut souvent guider et faciliter les études biologiques des larves.

Je rechercherai ensuite quels sont les caractères du parasitisme des Diptères qui sont propres à ce groupe, autrement dit quelle est la différence essentielle entre le comportement parasitaire des Diptères et celui des autres groupes d'Insectes, comme les

Hyménoptères par exemple. Cela nous permettra de comprendre la différence dans les modes adaptatifs des larves des Diptères et des Hyménoptères en général.

Enfin l'étude de la biologie et de la morphologie larvaires des Diptères parasites m'amènera à exposer quelques considérations sur l'origine des Diptères cyclorhaphes en général.

Quant à la morphologie et à l'anatomie larvaires de *Pollenia* j'insisterai sur les caractères qui sont surtout en rapport avec l'éthologie de la larve, ainsi que sur les caractères utiles pour la reconnaître ; je n'entrerai donc pas dans des détails histologiques et cytologiques au sujet de cette larve. Le travail classique de PANTÉL (1898) sur *Thrixion halidayanum*, qui est un Muscide, comme *Pollenia*, m'a en partie épargné cette tâche. D'ailleurs le matériel dont j'ai disposé pour ce travail devant être sacrifié pour l'étude de questions d'une importance plus générale, était insuffisant pour les recherches histologiques.

J'ai trouvé enfin utile, après l'étude morphologique de la larve, d'insister sur la généralité et l'importance de certains organes sensoriels ainsi que d'exposer quelques considérations générales qui s'en dégagent.

J'ai dû soulever un grand nombre d'autres problèmes, au cours de mes études sur les larves de Diptères, tels ceux qui touchent à la question de la convergence et de la divergence, à la signification des formes larvaires pour le rapprochement des groupes, à l'origine de la pupiparité etc..., mais, comme toutes ces questions exigent l'étude détaillée de larves autres que les parasites, j'ai dû en remettre l'exposé à une série de mémoires qui paraîtront ultérieurement.

Ce travail ne constitue que la première partie de mes recherches sur les larves des Diptères en général. Dans une série de notes préliminaires, parues dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, ainsi que dans les *Comptes rendus de la Société de Biologie*, j'ai fait déjà connaître certains des résultats de mes recherches ; les uns feront partie du présent travail, tandis que les autres trouveront leur place dans les mémoires ultérieurs.

MATÉRIEL

Le matériel qui a servi à ce travail provient en partie du jardin du laboratoire d'Evolution, du jardin de l'Ecole Normale supérieure, ainsi que des environs de Paris (bois de Meudon, de Chaville, de Verrière, forêt de Sénart, forêt de Fontainebleau etc...). Je dois tout particulièrement mentionner le jardin du laboratoire d'Evolution. C'est là que j'ai trouvé et pu étudier le cycle évolutif de *Pollenia*, ainsi que celui de beaucoup d'autres larves de Diptères. Ce jardin, situé en plein Paris, tout près du Panthéon, est entouré de hautes maisons, mais est dégagé vers la place du

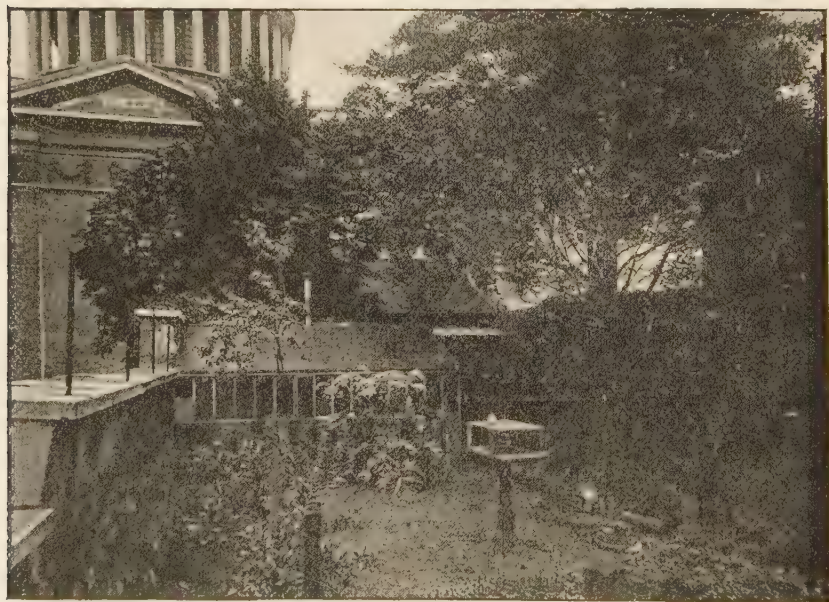


Fig. 1. — Jardin du laboratoire d'Evolution (en été).

Panthéon, de façon que l'accès de la lumière est facile. Il faut mentionner la petitesse de ce jardin ; en effet, il n'a pas plus de 140 mètres carrés (14 m. sur 10 m.). C'est un simple appendice de la cour du laboratoire, avec de la terre végétale laissée à elle-même depuis plus de dix ans. Dès le commencement du printemps, il est envahi par une grande variété de plantes sauvages appartenant au moins à 40 ou 50 espèces, parmi lesquelles les *Heracleum*, les *Cirsium*, les *Dipsacus*, les *Artemisia* et les *Rumex* étaient particulièrement intéressants pour mes études.

Ayant ainsi toujours un matériel assez abondant sous la main, j'ai pu, sans difficulté, suivre certains cycles larvaires qu'il m'eût été à peu près impossible de reconstituer sur les vastes espaces de la campagne.

C'est au cours de ces recherches que j'ai pu comprendre tout l'intérêt et l'importance d'avoir, près du laboratoire, un petit terrain couvert de plantes sauvages. L'étude de la faune qui y vit, est, à plusieurs égards, préférable à celle que permettent des excursions à la campagne. En effet, étant en contact constant avec un milieu de surface limitée, on arrive forcément à bien connaître sa faune et surtout à comprendre les rapports mutuels qui, dans le temps et l'espace, relient les différents êtres qui le peuplent ; on arrive enfin à saisir l'équilibre biologique qui s'y établit après quelque temps et qui permet de parler de la faune d'un petit terrain de cette nature comme d'une faune locale.

Je peux dire encore que l'étude faunistique des jardins disséminés dans les grandes villes a un autre intérêt. En effet, ces petits terrains couverts de verdure forment, à l'intérieur des villes, de petites oasis, où affluent les animaux égarés dans les villes. Certains, parmi ces êtres, ne trouvant pas où réaliser les conditions nécessaires à leur vie, disparaissent, tandis que les autres se fixent, arrivent à se reproduire et s'établissent définitivement. Ces petits jardins, étant isolés les uns des autres et de la campagne par de grandes masses de maisons, ayant un sol, une exposition au soleil, des voisinages variables, forment autant de petites faunes discontinues ; la nature réalise, sur ces petits espaces, des sortes d'expériences et de cultures.

Si j'ai pu trouver et élucider dans le jardin du laboratoire d'Evolution, le cycle évolutif de *Pollenia*, ce n'est pas parce que les

Vers parasités ne se trouvent que là, ou sont extrêmement rares ailleurs ; au contraire, je crois pouvoir affirmer que les *Pollenia* parasitent les Vers de terre dans beaucoup d'autres endroits, aux environs de Paris, à Chaville par exemple ; mais les conditions spéciales réalisées dans ce jardin ont rendu ce phénomène de parasitisme particulièrement saisissable. En effet, une grande quantité d'*Allolobophora chlorotica* SAV., presque en culture pure, dans une masse de quelques mètres cubes de terre, dans une localité où on voit assez rarement et en petit nombre les *Pollenia*, suffisent à déterminer une infection en proportion suffisante pour saisir le phénomène. C'est une expérience réalisée dans le jardin du laboratoire.

Je suis loin de supposer que les petits jardins peuvent remplacer les excursions à la campagne, je veux attirer seulement l'attention des zoologistes sur ces terrains, disséminés dans les villes et souvent à côté des laboratoires zoologiques ; on les néglige généralement et ils peuvent pourtant servir, non seulement pour la recherche de matériaux couramment utilisés dans les laboratoires zoologiques, mais pour saisir bon nombre de phénomènes intéressants, qui échappent à l'observateur sur les vastes espaces de la campagne.

PREMIÈRE PARTIE

LE PARASITISME DANS LES OLIGOCHÈTES ET LE CYCLE ÉVOLUTIF DE *POLLENIA RUDIS* FAB.

CHAPITRE I

DONNÉES PRÉLIMINAIRES

§ 1. — CONNAISSANCES ANTÉRIEURES SUR LA BIOLOGIE DE « *Pollenia rudis* ».

Les *Pollenia* sont des Mouches connues depuis fort longtemps, et très répandues dans l'ancien et le nouveau continent.

Parmi les espèces de ce genre, *Pollenia rudis* FAB. est incontestablement la plus connue ; elle a servi de type pour ce genre et, au dire des entomologistes, elle est particulièrement abondante en individus. Malgré qu'on considère cette mouche comme fort banale, nos connaissances sur sa biologie se réduisaient à très peu de chose. Dans son travail sur *Les Diptères des environs de Paris*, ROBINEAU-DESVOIDY (1863) écrit : « cette espèce abonde... Les individus offrent une grande différence dans la taille... Elles deviennent communes en automne et les premiers froids la contraignent de se jeter dans nos appartements. Elle s'y accumule souvent en quantité, dans les embrasures des fenêtres et dans les encoignures des murailles, elle paraît alors presque privée de mouvement ». Nous trouvons aussi, dans ce travail, que « les espèces qui le composent (le genre *Pollenia*) déposent leurs œufs dans le fumier ainsi que les substances végétales et animales en décomposition » (p. 657).

Dans sa *Fauna Austriaca*, SCHIENER (1862-1864) dit à peu près la même chose, c'est-à-dire que *Pollenia rudis* est très commune,

depuis le commencement du printemps ; qu'on la voit toujours posée sur les murs, les planches, ou les troncs d'arbres exposés au soleil : « Die Fliegen sind überall gemein ; sie setzen sich gern auf Mauern, Planken und Baumstämme, die der Sonne zugekehrt sind und breiten dann ihre Flügel etwas aus ; schon im ersten Frühjahre, kann man sie oft zu Dutzenden an allen Wänden beobachten... *Pollenia rudis*, die gemeinste Art von allen ; schon im März am sonnigen Mauern treffen, wo sie durch ihres rohes staubiges Aussehen auffällt ».

Mais, malgré l'assertion de ROBINEAU-DESVOIDY que les *Pollenia* pondent dans les matières animales ou végétales en décomposition, SCHIENER dit qu'il ne sait rien de la métamorphose de cette mouche : « Ueber die Metamorphose ist mir nichts bekannt geworden ».

En 1882, cette mouche attira l'attention toute particulière des entomologistes américains, par de véritables invasions des maisons, dans l'état de New-York. Ces invasions ont été signalées par DALL, dans une communication faite à la réunion de la Société biologique de Washington. Voici le résumé de cette communication qui a été publiée dans les *Proceedings of the U. S. National Museum*.

Ayant entendu parler d'une invasion produite par une mouche, dans les maisons des environs de Geneva (Etat de New-York), l'auteur demanda à un de ses parents quelques spécimens de cette Mouche, qu'il présenta à la séance de la Société. Depuis trente ans, d'après le correspondant de DALL, cette Mouche visitait régulièrement les environs de Geneva et elle s'y révélait par son apparition en masse. Parfois elle constituait un vrai fléau. On la trouvait alors en grand nombre et partout : dans les lits, dans les oreillers, sous les nappes, derrière les tableaux, dans les garde-robes, dans les chapeaux, dans tous les angles, sous les bords des tapis, etc..., enfin « dans tous les endroits possibles et impossibles », même sous les bâtiments, entre le parquet de la maison et le sol, en nombre incroyable. Elle préférait les maisons neuves, mais on la trouvait souvent dans les vieilles maisons non habitées. Elle se tenait le plus souvent dans les chambres propres, sombres et peu utilisées, où elle formait, au plafond, un vrai essaim suspendu en grappe [d'où le nom CLUSTER FLY]. Au toucher, elles sont froides et grasses. Vers le

1^{er} avril, ou aussitôt que le soleil commence à être ardent, elles sortaient sur l'herbe et volaient vers la partie ensoleillée de la maison. Elles persistaient jusqu'en mai, puis disparaissaient pour ne réapparaître que vers septembre de l'année suivante. Les poudres qui tuent tous les autres insectes n'ont aucun effet sur ces mouches. Le correspondant de DALL finit par les mots : « If you wish to be happy, be sur you dont introduce cluster flies into your family ».

Cette mouche fut déterminée par RILEY comme étant *Pollenia rudis* Fabr. = *Musca familiaris* Harris. RILEY ajoute à sa détermination que la communication de DALL coïncide bien avec ce qu'il a appris lui-même de ses autres correspondants. Pourtant, il n'a trouvé mentionnée nulle part une invasion aussi forte de cette mouche. Il ajoute que l'espèce est très commune, vers la fin de l'année dans les maisons de Washington ; des spécimens reçus de M. BAKER, du Maine, sont aussi des *P. rudis* Fabr. ; enfin le Dr S. W. WILLISTON de New-Haven, Conn. lui a écrit qu'il a cru voir ces Mouches se trainer maladroitement sur la neige, par des temps doux, en février et mars. Quant au développement, il déclare qu'on ne sait rien de précis sur la vie larvaire, malgré l'assertion de ROBINEAU-DESVOIDY que les œufs seraient pondus dans les substances animales et végétales en décomposition. Il suppose pourtant que la larve vit dans certaines substances en décomposition.

Cette communication de DALL et RILEY fut ensuite résumée dans *Psyche* (1883) et dans *American Naturalist* (1883). Le premier de ces résumés, fait par BENJ. PIKMAN MAN, renferme, outre les données précédentes, quelques renseignements dus à BAKER, concernant le comportement de cette mouche dans le Maine. Dans cette région, raconte BAKER, la population a conservé l'habitude de tisser à la maison. L'étoffe, à texture lâche, retient une quantité considérable de graisse naturelle. Les mouches (*Pollenia rudis*) se cachent dans cette étoffe, s'y nourrissent de la graisse et on suppose même qu'elles coupent les fils.

Le deuxième résumé, fait par RILEY, n'ajoute rien de nouveau, si ce n'est l'indication claire que l'on ne sait rien sur le développement de cette Mouche.

On trouve dans *Insect Life* (t. V, p. 175), deux notes concernant la biologie de cette Mouche. La première est celle

de MARLATT, *Mortality among flies in the district*. Il s'agit dans cette note d'une vraie épidémie de Mouches dans le *Department of Agriculture*. Ces Mouches qui étaient, pour le plus grand nombre, des *Pollenia rudis*, étaient tuées par une Entomophthorée *Empusa americana* et étaient attachées aux feuilles de différentes plantes.

La deuxième note se trouve dans la correspondance d'*Insect Life* (t. V, 1892-93, p. 263). Dans une lettre adressée à la rédaction, on demande la détermination d'une Mouche et l'indication des moyens de s'en débarrasser, parce qu'elle faisait de vraies invasions des maisons. La réponse fut qu'il s'agissait de *Pollenia rudis* FAB., dont le développement est inconnu, si ce n'est que la pupa a été trouvée sur des racines de gazon.

D'après JOSEPH (1883-1887), les larves de *Pollenia rudis* pourraient produire des myiasés intestinales chez l'homme. Il cite un cas où un homme aurait vomi plusieurs centaines de larves vivantes de cette Mouche. Ce cas, comme nous le verrons par l'étude biologique de cette mouche, est plus que suspect. D'ailleurs la littérature sur les myiasés de l'homme fourmille d'observations de ce genre : il suffit de rappeler les cas signalés de myiasés produites par les larves de *Tachina larvarum*.

Pour finir avec la littérature concernant cette Mouche, il me reste à rappeler encore la supposition de GIRSCHNER (1893), d'après laquelle les larves de *Pollenia rudis* et de *P. vespillo*, comme celles de *Pollenia azurea*, seraient plutôt parasites des Oiseaux : « Die Larven aller Calliphorinen sind auf Fleischnahrung angewiesen. Von einigen ganz bekannten Arten, zum B. *Pollenia rudis* und *vespillo*, ist das Larvenleben allerdings noch nicht bekannt, jedoch glaube ich, dass die Larven auch dieser Arten, ähnlich wie die der *Pollenia azurea*, parasitisch in Vögelnestern leben. » Cette supposition est, comme nous voyons, basée uniquement sur le fait que la Mouche *Protocalliphora azurea*, qui, en effet, est parasite des Oiseaux, a été débaptisée en *Pollenia azurea*.

De tout ce qui précède, il résulte que nous connaissions seulement la forme adulte de cette Mouche et que nous ignorions tout de son cycle évolutif ; on n'avait jamais vu sa larve et l'on ne savait rien des conditions dans lesquelles elle évolue.

RECHERCHES PERSONNELLES

Ayant découvert, en 1908, la larve de *Pollenia rudis* FABR., j'ai pu suivre toute son évolution et préciser les conditions biologiques de son existence ⁽¹⁾.

En dépit de la supposition de ROBINEAU-DESVOIDY, *Pollenia rudis* FAB., passe toute sa vie larvaire en parasite vrai, dans un ver de terre, *Allolobophora chlorotica* SAVIGNY.

§ 2. — APERÇU DES PHASES PRINCIPALES DU CYCLE.

Voici les grandes lignes de ce cycle évolutif, dont chaque partie va faire l'objet d'une étude détaillée.

La larve de *Pollenia*, comme généralement les larves de Diptères cyclorhaphes, passe par trois stades larvaires morphologiquement distincts et séparés par deux mues. Le stade I se caractérise par la configuration spéciale de l'armature buccale et par l'absence de stigmates prothoraciques ; la seule paire de stigmates se trouve sur la face postérieure du dernier segment abdominal. Les stigmates prothoraciques n'apparaissent qu'au stade II. Le stade II ressemble morphologiquement plus au stade III qu'au stade I. Depuis septembre-octobre, jusqu'au mois de mai ou de juin, la larve de *Pollenia* se trouve à l'état de vie ralentie, dans la cavité générale des segments génitaux et toujours au stade I. Au mois de mai ou de juin la larve émigre dans la cavité générale du premier segment du Lombric ; elle perce, par son extrémité postérieure, le prostomium du Ver et met ainsi ses stigmates à nu ; quelques jours après, elle subit la première mue, passe au stade II, mue encore une fois, passant au stade III ; elle reste toujours enfermée dans le Ver qu'elle détruit de plus en plus. La larve grossit beaucoup et vers le milieu du mois de juin, elle se

(1) Les résultats de mes premières observations ont été publiés dans les *C. R. de la Société de Biologie* (1909, p. 201), sous forme d'une petite note préliminaire, où j'ai pu tracer les grandes lignes seulement des phases les plus importantes du cycle. Cette note a attiré l'attention de quelques naturalistes et en particulier du savant entomologiste L. O. HOWARD, qui, avec BANKS, l'a présentée à une séance de la Société entomologique de Washington et l'a fait traduire dans les Comptes rendus des séances de cette Société (1911). A ma connaissance, personne n'a pu retrouver depuis, le cycle de cette Mouche.

détache des débris du Ver, s'enfonce dans la terre, s'empuie et, 35 à 40 jours après, c'est-à-dire au cours du mois de juillet ou au commencement d'août, l'adulte écote. Le mâle est mûr dès l'éclosion, la femelle ne le devient que 15 jours plus tard.

§ 3. — L'HÔTE (*Allolobophora chlorotica* SAV.).

L'hôte de *Pollenia rudis*, *Allolobophora chlorotica* SAVIGNY, est un petit Ver de terre, ne mesurant que 50 à 70 mm. de longueur, sur 4 à 5 mm. de largeur ; le nombre de segments est de 80 à 130. Le clitellum occupe 9 à 10 segments depuis le 28^e jusqu'au 37^e segment. Il y a trois paires de *tubercula pubertatis* : une paire sur la face ventrale du 31^e segment, une sur le 33^e et une sur le 35^e segment. Les trois paires de réceptacles séminaux se trouvent entre les segments 8 et 9, 9 et 10 et 10 et 11. Il y a 4 paires de vésicules séminales et l'orifice génital mâle s'ouvre sur le 15^e segment, au milieu d'une saillie proéminente. La couleur de ce Ver varie avec l'âge, le terrain où il se trouve et souvent les conditions extérieures, par exemple la sécheresse ou l'humidité ; il est tantôt jaune, tantôt jaune-verdâtre, tantôt rouge. Quand on l'irrite, il laisse échapper un liquide jaunâtre à la manière de l'*Allolobophora foetida*, avec cette différence que ce liquide ne présente pas d'odeur forte et caractéristique comme c'est le cas pour ce dernier. Ces Vers sont peu mobiles et se tiennent tout près de la surface ; il suffit d'arracher des touffes d'herbe pour les trouver en grand nombre, dans la terre retenue entre les racines. Pendant les journées humides, on les voit se tenir tout à fait à la surface du sol, sous les feuilles des plantes ou autres objets directement appliqués contre la terre. Quand le temps est sec, ces Vers descendent plus profondément dans la terre ; ils débarrassent leur intestin de tout son contenu, s'enroulent en un peloton très serré, occupant, dans la terre, une petite loge sphérique. En se desséchant, la terre qui entoure le Ver forme une sorte de capsule, dont la paroi interne est enduite d'une substance visqueuse sécrétée par le Ver ; le Ver présentant ainsi un minimum de surface d'évaporation, peut résister longtemps à la sécheresse. Mais il suffit d'arroser ce morceau de terre, pour voir le Ver se désenkyster, avaler la terre et prendre

l'aspect normal. Pendant toute l'année, j'ai trouvé dans le jardin, des Vers de tous âges ainsi que des cocons. Même, en hiver, on trouve des Vers avec le clitellum gonflé, les spermatophores et les vésicules séminales remplies de spermatozoïdes, qui ne présentent pas de traces de dégénérescence, ni de phagocytose. Les 15 octobre, 12 décembre, 20 février, j'ai trouvé des cocons renfermant des embryons à tous les stades du développement, ainsi que de très jeunes Vers. Il convient d'ajouter que ce lombric est cosmopolite. D'après MICHAELSEN (1900), on le trouve partout en Europe et dans l'Amérique du Nord, au Chili, aux Bermudes, à Madère, aux Canaries, aux Açores, etc. D'après cet auteur, c'est une « vielfach verschleppte Forme ». Le Ver est donc aussi répandu et aussi banal que son parasite.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES DIVERSES PHASES DU CYCLE

§ 1. — PHASE INTRACŒLOMIQUE.

C'est au mois de septembre que l'on commence à constater une petite larve de Diptère dans la cavité générale de l'*Allolobophora chlorotica*. Les Lombriciens sont encore à cette époque, à l'état de reproduction et il est impossible à première vue de distinguer un Ver parasité de celui qui ne l'est pas.

Le meilleur moyen de reconnaître un Ver parasité, sans toutefois le sacrifier par la dissection, c'est de le comprimer entre deux lames porte-objets et de l'examiner avec le binoculaire, muni d'un condensateur, sur lequel tombe une forte lumière artificielle. Le corps du Ver devient suffisamment transparent pour qu'on puisse apercevoir la larve parasite. Cette dernière est particulièrement facile à remarquer, grâce à son armature buccale noire et à ses tubes de Malpighi bourrés de cristaux d'urates qui les rendent opaques. J'ai pu trier ainsi un grand nombre d'individus parasités et les suivre jour par jour.

Pendant tout l'hiver, la larve se trouve dans la cavité générale

d'un des segments génitaux, du 9^e au 12^e (fig. 1, pl. II et fig. 12, pl. III) ; quelquefois elle descend en arrière et va se loger dans le 13^e, 14^e, 15^e ou même 16^e segment. Elle peut être, ou complètement libre, baignant dans le liquide coelomique, ou à l'intérieur d'une vésicule séminale ; quelquefois on la trouve dans un des réceptacles séminaux qu'elle distend, sans toutefois le détacher de la paroi du corps. Pendant cette période, la larve, qui se trouve au stade I de son développement, est presque immobile ; les seuls déplacements qu'elle effectue sont plutôt passifs, causés par les contractions du Ver, qui produisent un brassage général du contenu coelomique.

Comme beaucoup d'autres corps qu'on trouve dans le coelome du Ver, la larve de *Pollenia* subit un enkystement phagocytaire. En effet, surtout dès le mois de janvier, très souvent, on trouve les larves de *Pollenia* entourées de nombreux phagocytes, disposés en assises concentriques, de sorte que le peu de mouvements que la larve présenterait à cette époque sont complètement supprimés. La larve peut être entourée de phagocytes, soit étant libre dans le liquide coelomique (V. fig. 12, pl. III), ce qui est plutôt rare, soit, comme cela se passe généralement, se trouvant à l'intérieur des vésicules séminales (fig. III et K fig. 12, pl. III). On peut même supposer que les kystes phagocytaires, renfermant une larve de *Pollenia*, libres dans la cavité générale, proviennent de ceux qui se sont formés dans une vésicule séminale et se sont secondairement détachés de cette dernière.

Comme nous le verrons plus loin un kyste phagocytaire peut renfermer soit une larve vivante capable encore d'évoluer (fig. 9-10, pl. III), soit un cadavre (fig. 11, pl. III), soit enfin les deux à la fois (fig. 8, pl. III).

Un Ver de terre renferme généralement une ou deux larves parasites, mais quelquefois, on trouve dans un Ver, trois (fig. 12, pl. III) ou même quatre larves. Je dirai dès maintenant qu'une seule larve peut évoluer ; les autres, quand elles se trouvent dans le même Ver, périssent à un stade ou l'autre de leur évolution.

§ 2. — PHASE DE MIGRATION

Vers le milieu du mois de mai, au moment des premières journées chaudes, la larve sort de son état de torpeur, acquiert

une certaine activité et commence à remuer. Elle se débarrasse d'abord du kyste phagocytaire qui l'entoure (fig. 9, pl. III), quitte la vésicule séminale et commence à se déplacer suivant une direction déterminée. Cette phase, que j'appelle phase de migration, se rencontre dans la nature pendant tout le mois de mai ⁽¹⁾.

Restant toujours dans la cavité générale, la larve se dirige vers l'extrémité antérieure du Ver. Elle est souvent dérangée dans son déplacement par les contractions du Ver et une larve qui a déjà atteint le 6^e ou 5^e segment peut être refoulée dans les segments génitaux, d'où elle vient, pour reprendre de nouveau sa route vers le prostomium du Lombric.

Dans le 6^e ou 5^e segment, la larve garde encore une orientation quelconque par rapport à l'axe du Ver, mais en arrivant au segment 4 ou 3, le corps de la larve prend une orientation déterminée, parallèle à l'axe de son hôte et de telle façon que l'extrémité antérieure de la larve soit dirigée en arrière, tandis que son extrémité postérieure est en avant. A mesure que la larve s'avance, elle rencontre des obstacles de plus en plus grands sur sa route. En effet, la cavité générale des segments antérieurs qui diminue déjà, avec le rétrécissement général des segments, est comblée en outre par différents organes, tels que les ganglions cérébroïdes, les villosités du pharynx et cette énorme glande pharyngienne, dont les cellules glandulaires sont abondamment entremêlées de brides musculaires, conjonctives et de vaisseaux sanguins.

La larve s'avance toujours en se frayant un passage à travers tous ces tissus, en les écartant ou les étirant à l'aide de son stylet buccal médian et des crochets de la peau. Elle chemine, soit ventralement, soit dorsalement, par rapport au pharynx et détruit ou entame en partie, soit les ganglions cérébraux (fig. 13, pl. IV), soit la glande pharyngienne. Elle progresse toujours, l'extrémité postérieure en avant en se creusant une sorte de galerie juste assez grande pour loger son corps (fig. 13, 14, 15, 16, pl. IV); en se cramponnant par ses crochets, contre la paroi de sa galerie, elle évite d'être refoulée, dans le coelome des segments génitaux.

(1) L'époque de cette migration varie, suivant les cas, entre le 6 mai et le 9 juin; quelquefois elle commence plus tôt, par ex. vers la fin d'avril; c'est justement le cas signalé dans ma note préliminaire (1908); cela s'explique par des périodes de chaleur précoces.

Depuis le commencement de cette phase de la vie active jusqu'à la fin du cycle larvaire, je n'ai jamais vu la larve être entourée de phagocytes.

La larve arrive enfin à se placer tout à fait à l'extrémité antérieure du Lombric, de manière que son extrémité postérieure touche la paroi interne du prostomium ; pour arriver à cet endroit, la larve a dû parcourir de 9 à 11 segments du Ver et quelquefois même jusqu'à 16 segments. Vu la petitesse de la larve, qui, à cette époque, n'a pas plus d'un millimètre de longueur, cette migration représente un très long trajet. Une série de coupes transversales, intéressant la larve au cours des différentes étapes de cette migration, montre bien que la larve est enfoncée dans les tissus même de son hôte. Pour effectuer tout ce long trajet, la larve n'utilise jamais de cavité naturelle ; ni l'oesophage, ni le pharynx ; la galerie qu'elle creuse court plus ou moins parallèlement au tronçon antérieur du tube digestif, mais reste toujours séparée de lui par une cloison assez épaisse de tissus de l'hôte (fig. 13-16, pl. IV).

Nous voilà donc arrivés au moment où la larve bute contre la paroi du prostomium (fig. 2, pl. II). Ce dernier fait saillie au dehors et on peut déjà apercevoir, sous la peau distendue, les stigmates respiratoires et les crochets du dernier segment de la larve. Se cramponnant par son stylet buccal et les crochets de la peau aux différents tissus de l'hôte, la larve frotte par son extrémité postérieure, le tégument distendu du prostomium, l'use peu à peu et finit par le rompre, mettant à nu le dernier segment de son corps (fig. A et B pl. I et fig. 3, pl. II).

La durée de la migration et de la perforation varie suivant les cas et dépend beaucoup des conditions extérieures. Je ne puis faire cette évaluation que d'une manière approximative, parce que les Vers ne peuvent pas subir la compression plusieurs fois répétée indispensable à l'observation, sans que cela n'influence la marche de la migration de la larve. Voici quelques exemples ⁽¹⁾ :

(1) Les dates de différentes observations ne sont ici données qu'à titre de documents ; il n'en faut (pour le moment) tenir compte que pour calculer la durée de cette phase du cycle. Quant à leur signification pour le cycle — ceci sera expliqué plus loin.

1. — Le 5 janvier. — Un Ver (recueilli le 20 décembre) comprimé entre deux lames m'a montré la présence d'une larve dans la vésicule séminale du 12^e segment.
Le 9 janvier. — Le prostomium du Ver est perforé et l'extrémité postérieure de la larve est à nu.
2. — Le 8 février. — Un Ver (recueilli le 24 janvier) renferme la larve dans le coelome du 20^e segment (cas exceptionnel).
Le 12 février. — L'extrémité postérieure de la larve sort du prostomium perforé.
3. — Le 8 février. — Un autre Ver (recueilli le 24 janvier) renferme la larve dans le coelome du 15^e segment.
Le 12 février. — La larve a déjà perforé le prostomium et a mis à nu son extrémité postérieure.
4. — Le 8 février soir. — Un Ver (recueilli le 25 janvier) avec la larve dans le coelome du 4^e-5^e segment du Ver.
Le 10 février matin. — L'extrémité postérieure de la larve sort du prostomium du Ver.
5. — Le 3 juin. — 11 Vers (recueillis le 3 juin), renferment chacun une ou deux larves dans la vésicule séminale ; ils sont mis dans un bocal, avec de la terre bien triée, à la température du laboratoire.
Le 9 juin. — 5 de ces Vers ont le prostomium perforé par l'extrémité postérieure de la larve, qui est mise à nu ; 5 autres renferment encore la larve coelomique. Le 11^e est mort.

On peut donc conclure de ces données que la durée de la migration, perforation comprise, ne dépasse pas 4 jours, elle peut n'être que de 1 ou 2 jours. En effet l'observation 4) montre que le passage du segment 5-4 jusqu'au prostomium — passage à travers les plus grands obstacles — dure moins d'un jour et demi.

§ 3. — FIXATION ET MUES

A partir du moment où la larve a perforé le prostomium et mis à nu son unique paire de stigmates, elle commence à respirer aux dépens de l'oxygène de l'air et passe ainsi à la deuxième phase de sa vie, phase de vie active, à évolution et croissance rapides.

Il est facile, à ce moment, de reconnaître un Ver parasité ; il prend une couleur rougeâtre, son intestin étant vide et l'absence de terre dans l'intestin permettant aux vaisseaux sanguins de transparaître. S'il a pu débarrasser l'intestin de son contenu, il ne peut plus avaler de terre, son prostomium étant déchiré et sa bouche comprimée par la larve de *Pollenia*. Le Ver peut ramper à la surface du sol, mais il est incapable de creuser une galerie.

De telle façon que, si la perforation du prostomium intervient quand il est à la surface du sol, il y reste, contourné sur lui-même sans pouvoir rentrer dans la terre. Par contre, si cette perforation a lieu quand il est dans la terre, il s'enroule sur lui-même et reste comme enkysté dans un morceau de terre durcie tout autour de lui. Il rappelle alors les Vers non parasités qui s'encapsulent profondément dans la terre pendant la grande sécheresse. Mais un examen superficiel de l'extrémité antérieure du Ver permet de reconnaître s'il est parasité ou non. En effet, dans le 1^{er} cas, le corps du Ver est flasque, son extrémité antérieure est émoussée et molle et, avec un peu d'attention, on peut apercevoir l'extrémité postérieure de la larve faisant saillie hors de la bouche du Ver (fig. A et B pl. I).

Pendant toute cette période, la larve reste toujours au stade I. Par transparence, on aperçoit les mouvements actifs de sa tête et de son stylet (fig. 3, pl. II) ; elle absorbe le liquide coelomique et le plasma sanguin de son hôte et s'accroît rapidement ; grâce à ses mouvements et frottements, elle détruit les différents tissus de son hôte et, en particulier, la paroi qui la sépare de la bouche et du pharynx. La larve peut alors pénétrer, par son extrémité antérieure, dans le pharynx, laissant le reste de son corps, en partie dans le coelome et en partie en dehors.

Quand le volume de la larve est devenu environ le triple du volume initial, elle subit une mue et passe au stade II (fig. C et D pl. I et fig. 5, pl. II), morphologiquement très différent du stade I.

La période très courte de la mue est, comme nous le verrons plus loin, très importante dans la vie larvaire. Il faut donc la suivre de près, afin de préciser divers points. En particulier, il m'a paru intéressant de recueillir la peau de la mue pour étudier en détail, d'une part, le trimorphisme larvaire, de l'autre quelques caractères morphologiques de chacun des stades. J'ai employé, pour cela, de petits cristallisoirs (de 5-6 cm. de diamètre), dont le fond était complètement recouvert d'un rond de papier buvard blanc que j'humectais ; je collais un rond de papier analogue mouillé sur la face interne du couvercle, celui-ci n'étant pas directement appliqué sur le cristallisoir, mais reposant sur trois ou quatre feuilles d'étain repliées sur le bord, de façon que l'air pût passer.

Au fond de ce cristallisoir, je mettais un Ver parasité et je plaçais le tout dans une vaste chambre humide, pouvant renfermer un grand nombre de ces bocaux. Ce dispositif permet de conserver un Ver en milieu très humide, sans toutefois le mouiller et empêche en même temps d'égarer la mue, imperceptible à l'œil nu, que la larve rejette.

Je dois ajouter qu'un Ver mis dans un pareil bocal, quand son prostomium est déjà perforé par la larve, ne dérange en rien ce dispositif, ne pouvant plus rien déchirer, ni englober, ni rejeter; le buvard reste donc intact. Il est alors facile de retrouver la mue, grâce à l'armature buccale de la larve, qui tranche sous forme d'un petit point noir, sur le fond blanc du bocal.

Suivant ainsi les Vers parasités, j'ai pu constater que, depuis le moment de la perforation du prostomium jusqu'au passage de la larve au stade II, il peut s'écouler 6 à 10 jours et quelquefois plus. A titre d'exemple je signalerai deux de mes observations prises au hasard, parmi un grand nombre d'autres analogues.

Le 10 février. — Deux Vers parasités, ayant leurs larves dans le cœlome, sont depuis le 25 janvier au laboratoire.

Le 12 février. — Les deux Vers ont leur prostomium perforé et l'extrémité des larves est visible à l'extérieur.

Le 14, 15 et 16 février. — Pas de changement.

Le 17 février. — Autour des stigmates de l'une des larves, au stade I, on voit se dessiner les aréoles des stigmates du stade II.

Le 18 février. — La larve, dans l'un des Vers, se trouve au stade II. L'examen attentif du contenu du bocal montre la mue du stade I rejetée sur le papier buvard du fond. Quant au deuxième Ver, la larve qui le parasite se trouve toujours au stade I.

Le 19 février. — Pas de changement.

Le 20 février. — Autour des stigmates du stade I de la larve parasitant le second Ver, on voit se dessiner les stigmates du stade II.

Le 21 février. Cette larve a subi la mue et est passée au stade II. La mue est retrouvée au fond du bocal.

Des observations analogues, maintes fois répétées, m'ont montré que la mue est toujours rejetée au dehors et ne tombe jamais dans l'intérieur du Ver. Plusieurs larves, rejetées par la contraction du Ver, juste au moment de la mue, m'ont permis de suivre le processus de la mue de plus près. Dans notre cas, comme d'ailleurs chez toutes les autres larves de Diptères, la larve dégage de la cuticule du stade antérieur, d'abord la tête et les premiers segments thoraciques; elle effectue ensuite des contractions des segments postérieurs, qu'elle attire en avant et, les frottant contre le

support, elle fait glisser ainsi l'ancienne cuticule en arrière. Jusqu'au moment où toute la peau s'en va, entraînant avec elle les stigmates et les trachées du stade I. Cela rend bien compréhensible le fait que la mue est toujours rejetée hors du Ver.

Arrivée au stade II (fig. 17, 18, pl. V), la larve détruit complètement la cloison qui la sépare de la cavité pharyngienne de l'hôte et pénètre dans le tube digestif; elle grossit beaucoup, son tissu adipeux se charge abondamment de substances de réserve, ce qui lui fait perdre sa transparence. Elle commence à vivre maintenant, non seulement aux dépens du liquide coelomique, mais, attaquant les différents tissus, elle les mange en partie et suce le sang des vaisseaux. On la voit souvent tellement gorgée du sang de son hôte, que, même par transparence et à travers la peau de cet hôte, on distingue son intestin coloré en rouge. A mesure qu'elle grossit, elle distend la paroi du pharynx de l'hôte, qui, de son côté, déforme ses autres organes et diminue l'espace coelomique.

A ce moment, un Ver parasite est facilement reconnaissable : toute sa partie antérieure est gonflée et rigide, ce qui tranche avec le reste du corps mince et flasque (fig. II); de plus, le tronçon antérieur du Ver est le siège de mouvements très caractéristiques; on voit, tout le temps, se produire un élargissement démesuré de segments, se propageant, comme une onde, d'arrière en avant, et immédiatement suivi d'un resserrement des segments se propageant sous forme d'une onde de sens contraire, d'avant en arrière. Ces mouvements du Ver font l'impression d'un effort pour déglutir un objet arrêté dans la partie antérieure du pharynx. La larve fait, à ce stade, de vrais ravages dans les organes internes de son hôte et arrive à atteindre par sa tête le 7^e-8^e segment de son corps (fig. 4 pl. III). L'extrémité antérieure du Ver, qui entoure directement la partie postérieure de la larve, se congestionne à cause du frottement constant qu'elle subit par les crochets de la peau larvaire, elle s'enflamme et devient enfin le siège d'une infection bactérienne intense qui commence à la ronger.

Maintenant, on commence à apercevoir des taches jaunes autour de chacun des stigmates postérieurs. Ces deux taches ne sont autre chose que des stigmates du stade III, qui sont presque formés; et, en effet, le lendemain, la larve subit une mue et passe au troisième et dernier stade morphologique de son développement.

Pour suivre le passage de la larve du stade II au stade III et pour recueillir la mue, j'ai suivi la même technique que pour la première mue. Mais, sur la durée de ce stade, j'ai des documents plus précis que sur le stade précédent. Voici un exemple :

Le 15 février — Mis dans la chambre humide un Ver parasité par une larve au stade I, fixée dans le prostomium.

17 février. — La larve se trouve encore au stade I.

18 février, 4 heures du soir. — La larve est encore au stade I et on voit déjà se dessiner les stigmates du stade II.

19 février, 10 heures du matin. — La larve a passé au stade II, la mue est retrouvée sur le papier buvard.

24 février. — La larve est au stade II.

25 février. — Rien de changé.

26 février. — Autour du stigmate du stade II, on voit se dessiner les stigmates du stade III.

27 février. — La larve a passé au stade III et la mue est retrouvée à côté.

On voit donc que le stade II dure 9 jours environ.

Arrivée au stade III (fig. E pl. I), la larve devient franchement carnivore ; elle déchire avec ses énormes crochets les tissus environnants et, à mesure que l'extrémité antérieure du Ver se détruit, elle s'avance vers sa partie postérieure. Il ne reste plus de traces de l'intestin du Ver qu'on voyait entourer la larve du stade II ; c'est maintenant la peau du Ver qui entoure directement la peau larvaire (fig. 5, pl. II et fig. 19, pl. V). L'aspect caractéristique que le Ver avait au stade précédent devient encore plus prononcé : la partie antérieure est devenue démesurément grande, rigide, dure, et non contractile, tandis que le reste de son corps est mince, flasque et assez mobile.

A mesure que la larve détruit les organes internes de son hôte, l'extrémité antérieure de ce dernier, qui, au stade précédent, est devenue le siège d'une infection intense, se détruit de plus en plus, en mettant successivement à nu les différents segments de la larve. On peut ainsi suivre toutes les phases de cette mise à nu de la larve, depuis le moment où le premier segment faisait saillie au dehors, jusqu'à celui où la larve toute entière débarrassée de la peau du Ver, reste attachée à ce dernier seulement par ses deux premiers segments (fig. II). A ce stade, le Ver fait l'impression d'un animal amputé d'un certain nombre de segments, avec une larve carnivore ou ectoparasite fixée sur la surface d'amputation (fig. F, pl. I et fig. 6, pl. II).

Très souvent, surtout quand le spécimen du Ver parasité est

assez grand, la larve est mise à nu très tard, quand un grand nombre de segments sont déjà détruits. Ceci est très compréhensible ; en effet, à mesure que l'extrémité antérieure du Ver, enflammée et infectée, se détruit, la larve s'avance à l'intérieur vers l'extrémité postérieure de l'hôte, ne laissant qu'un ou au plus deux segments postérieurs à nu. Mais, une fois arrivée à la partie postérieure du Ver, où les segments commencent à s'amincir, la larve, devenue très large, ne peut plus progresser avec autant de facilité qu'avant, à moins que le Ver ne se déchire suivant une ligne lon-



Fig. II. — Schémas montrant les rapports successifs entre la larve et les Vers, depuis la perforation du prostomium jusqu'à la fin du cycle larvaire.

gitudinale. La destruction des segments antérieurs du Ver gagne de plus en plus la peau qui entoure le parasite, pour s'arrêter, une fois arrivée au niveau de la tête de ce dernier.

Etant ainsi attachée au Ver de terre qui a perdu beaucoup de segments, la larve continue à le manger, en le réduisant de plus en plus (fig. 6, pl. II). On la voit enfin, attachée à une petite extrémité postérieure du Ver, composée d'une douzaine de segments, qu'elle finit souvent par détruire complètement. Il est à remarquer que le dernier tronçon, auquel la larve est attachée n'est pas décomposé ; par sa consistance et sa contractilité, il rappelle plutôt un morceau récemment détaché d'un Ver tandis que, si l'on coupe un tronçon de quelques segments d'un Ver et si on le met dans la terre, il pourrit rapidement. Cela peut être expliqué par une action spéciale de la larve (à l'aide de sa salive par exemple) qui obture avec sa tête la plaie du Ver.

§ 4. — PHASE LIBRE ET NYMPHOSE

Il arrive enfin un moment où la larve cesse de manger, soit après avoir complètement détruit le Ver, soit alors que la larve est encore attachée par ses deux premiers segments au tronçon postérieur de l'hôte. A ce stade, la larve atteint 13 mm. Si elle se trouve à ce moment à la surface du sol, elle s'enfonce dans la terre et reste quelques jours sans manger, naturellement à l'état libre.

Elle rétracte ensuite sa tête, les nombreux mamelons de son corps et son extrémité postérieure ; elle est devenue ovale et se transforme en une pupe, d'abord de couleur jaune-pâle et brune bientôt après.

La phase comprise depuis la dernière mue, jusqu'au stade pupe dure de 9 à 10 jours, et est variable suivant la température.

Exemple :

Le 9 mai — Un Ver renfermant une larve au stade II est mis dans la chambre humide, à la température du laboratoire.

Le 19 mai, 9 h. matin. — La larve présente, autour des stigmates du stade II, les stigmates du stade III.

Le 19 mai, 6 h. 45. — Les stigmates du stade III sont bien visibles.

Le 19 mai, 7 h. 40 — La larve subit une mue ; la mue est encore attachée à l'extrémité postérieure de la larve.

Le 20 mai, 10 h. matin. — La mue est rejetée.

Le 22 mai. — La larve est mise à nu et reste attachée par ses segments antérieurs.

Le 25 mai. — La larve s'est complètement détachée des restes du Ver.

Le 26 mai. — Elle s'est enfoncée dans la terre.

Le 27 mai. — Rien de particulier.

Le 28 mai. — Rien de particulier.

Le 29 mai. — La larve a rétracté la tête, est devenue ovale et commence un peu à jaunir.

Le 30 mai. — La pupe est complètement formée.

De nombreuses autres observations, que j'ai pu effectuer dans des conditions analogues, m'ont donné, à peu de chose près, les mêmes résultats. Dans les conditions naturelles, les pupes se forment depuis le commencement jusqu'à la fin de juin (surtout entre le 5 et le 25 juin).

Etant donné que la larve passe tout son cycle larvaire dans le Ver, elle se métamorphose généralement à peu de distance de l'habitat ordinaire de ce dernier, c'est-à-dire dans la terre, à côté

des racines des plantes, où le Ver lui-même se rencontre très souvent. Ceci rend bien compréhensible et explique en quelque sorte une remarque que j'ai citée tout à fait au commencement de cette étude, à savoir que la pupe de *Pollenia*, a été trouvée par les auteurs antérieurs sur les racines de gazon (voir page 14).

La durée de la nymphose est assez longue, elle est de 32 à 45 jours. La Mouche apparaît donc du milieu de juillet au commencement d'août.

§ 5. — BIOLOGIE DE L'ADULTE, PONTE, COMMENCEMENT DU CYCLE

J'ai résumé plus haut toutes nos connaissances antérieures concernant la biologie de *Pollenia* ; nous avons vu qu'elles se réduisaient à ce que l'Insecte a une aire de répartition très vaste, qu'il est très riche en individus et fait quelquefois de vraies invasions dans les habitations humaines. Un fait remarquable à signaler est que, à l'endroit même (laboratoire d'Évolution) où j'ai pu suivre pendant toute une série d'années le cycle évolutif de *Pollenia*, cette Mouche, à l'état imaginal, ne constitue jamais d'agglomérations sautant aux yeux. L'insecte adulte ne se réfugie pas dans les bâtiments ; je peux même dire qu'il paraît plutôt rare. En insistant sur ce fait, je suis loin de vouloir contester l'exactitude des faits observés par différents entomologistes ; d'autant plus que j'ai même la preuve de l'existence de ces agglomérations et d'invasions des maisons par des *Pollenia*, aux environs d'Orléans ⁽¹⁾. Je veux montrer seulement qu'un Insecte, conservant partout les grands traits de sa biologie, peut présenter des variations dans son comportement, suivant les localités, sans même que ces dernières soient très éloignées.

Les *Pollenia* adultes étaient généralement élevés dans des cristallisoirs couverts par une sorte de gaze à mailles très larges. Je mettais des gouttelettes de miel sur la gaze et le Diptère suçait ainsi, sans être mouillé par la substance collante. Les *Pollenia*,

(1) Je dois la connaissance d'un de ces cas à M. CHAPPELLIER, dont la propriété (La Commanderie, près Orléans) est, chaque année, envahie par *Pollenia rudis*.

Ces Mouches arrivent, vers l'automne, en nombre considérable ; elles envahissent les étages supérieurs et, fait important, beaucoup meurent pendant l'hivernage.

aussitôt écloses, les ailes étalées et la vésicule cephalique rentrée, commencent à absorber le liquide sucré. Les mâles sont mûrs dès l'éclosion ; les femelles ne le sont jamais à ce moment. Pour qu'elles deviennent mûres, les réserves nutritives emmagasinées pendant toute la vie larvaire ne suffisent pas : il faut que la femelle se nourrisse au moins 12 à 15 jours, pour qu'elle commence à montrer les signes de la maturité génitale.

A mesure qu'elle se nourrit, on voit son abdomen s'élargir par l'accroissement de l'ovaire. Il arrive un moment où l'abdomen est tellement rempli par les ovaires que tous les autres organes sont comprimés. L'intestin ne peut plus alors absorber de nourriture et, à la base de l'abdomen du côté ventral, on aperçoit une zone translucide qui n'est autre chose que l'intestin rempli du liquide nutritif qui ne peut plus passer plus loin. L'armature génitale femelle est à ce moment complètement dévaginée. On voit souvent la Mouche, avec une gouttelette de miel suspendue à sa trompe, qui entre et sort successivement. Les mâles et les femelles, conservés longtemps ensemble dans des bocaux, ne m'ont jamais montré l'accouplement. Maintes fois, j'ai observé les femelles assises sur la terre ou sur un monceau de feuilles mortes, faisant des mouvements de protraction et de rétraction de leur abdomen allongé et touchant le fond des différentes dépressions du sol, sans que cela m'ait conduit à trouver les traces de la ponte.

Pourtant j'ai pu obtenir quatre fois la ponte de *Pollenia* provenant de mes élevages. Malheureusement les œufs ne se sont pas développés. Et, en effet, les femelles, soumises à l'étude, m'ont montré que leurs réceptacles séminaux étaient complètement dépourvus de spermatozoïdes. Ces femelles ont pondu de 15 à 35 œufs, sous des feuilles mortes ou des morceaux de bois appliqués contre la terre ou directement dans les creux du sol. Etant donné que les Insectes pondent généralement leurs œufs, fécondés ou non fécondés, à peu près de la même façon, je conclus que ces pontes m'ont fourni des indications utiles sur la marche naturelle du phénomène.

Plus tard, ayant mis dans le pondoir, trois femelles de *Pollenia* capturées dans la nature (jardin du laboratoire), j'ai pu obtenir deux fois la ponte. Elle a eu lieu dans des conditions analogues aux précédentes, mais les œufs cette fois étaient

fécondés et m'ont donné des larves primaires de *Pollenia rudis*. L'éclosion a eu lieu après quelques jours (3 à 7 jours). Des circonstances indépendantes de ma volonté ne m'ont pas permis de continuer ces expériences.

La femelle de *Pollenia* pondrait donc, dans la nature, aux endroits très fréquentés par le Ver de terre (*Allolobophora chlorotica*).

Mais, une fois éclos, comment la larve arrive-t-elle à pénétrer dans la cavité générale de son hôte ? Trois suppositions sont possibles : 1) la larve serait avalée par le Ver avec la terre, étant déjà assez développée dans l'œuf ou même éclos ; une fois dans le tube digestif de l'hôte, elle le perforerait et pénétrerait dans le coelome ; 2) la larve, s'aidant de son fort crochet médian se fraierait un chemin à travers la peau du lombric, au niveau des segments génitaux et pénétrerait dans le coelome ; 3) la larve pénétrerait dans la cavité générale de son hôte en utilisant un orifice naturel.

La première supposition ramènerait le cas de *Pollenia* au mode parasitaire de l'Oudji si bien étudié par SASAKI (1886) ; il rentrerait alors dans le deuxième groupe parasitaire de TOWNSEND (1908) et de PANTEL (1910).

Mais les observations contredisent de la façon la plus formelle cette hypothèse. En effet, chaque fois qu'une larve primaire de *Pollenia* s'engage dans une portion quelconque du tube digestif de l'hôte, elle ne peut jamais perforer l'intestin ou même s'y maintenir. Elle est toujours prise dans le courant alimentaire du Lombric et expulsée par l'anus. Une larve dans ces conditions doit inévitablement périr.

La deuxième supposition concorde avec beaucoup de cas observés chez les larves de Diptères et correspond au groupe 3 de TOWNSEND et aux groupes IV et V de PANTEL.

Mais, comme la précédente, elle doit être rejetée ; la peau d'un Ver de terre, surtout celle des segments génitaux, est à la fois particulièrement épaisse, lisse et contractile ; elle ne pourrait que difficilement être perforée par la larve. D'ailleurs, de nombreuses observations, faites sur les larves rejetées par le Ver et restant longtemps au contact de la peau d'un de ses segments sans pouvoir la traverser, prouvent suffisamment l'impossibilité de ce mode d'infection.

La troisième supposition a toutes les chances d'être exacte.

Les nombreuses observations sur les habitudes de l'hôte et de son parasite, corroborées par une expérience précise, m'ont conduit à admettre que la larve de Pollenia, une fois sortie de l'œuf, pénètre dans son hôte par l'un des orifices génitaux mâles, qui se trouve sur la face ventrale du 15^e segment. Une fois entrée, la larve suit son chemin le long du canal déférent et arrive ainsi dans la vésicule séminale. Le canal déférent peut être rompu par la larve ; elle tombe alors dans le cœlome d'un segment et c'est à l'intérieur de celui-ci qu'elle peut effectuer son trajet, pour arriver au niveau des vésicules séminales.

Voici maintenant l'expérience que j'ai réalisée : je prends une larve au stade I, que j'extrais du cœlome d'un Ver de terre ; je la mets sur la face ventrale des segments antérieurs d'un autre Lombric mûr, c'est-à-dire ayant le clitellum gonflé. La larve se déplace activement sur le Ver de terre et, arrivée à l'orifice génital mâle, elle y enfonce son crochet buccal et la tête. En faisant des mouvements actifs avec son crochet et contractant les segments du corps, elle s'engage dans le Ver (fig. 7, pl. II). Quand la larve a ainsi engagé quelques segments, surtout un ou deux des segments abdominaux, qui présentent de grands crochets, les contractions du Ver, même vives, n'arrivent pas à l'expulser. La larve arrive enfin à s'enfoncer complètement et quelque temps après on la trouve dans le cœlome.

J'ai répété cette expérience plusieurs fois, toujours avec le même succès ; j'ai même réussi à faire entrer deux larves à la fois. Je dois ajouter que, pour ces expériences, je choisisais toujours un Ver peu mobile. L'immobilité était une garantie de succès, mais c'est une condition pratiquement très difficile à obtenir, car un Ver non recouvert de terre se déplace activement à chaque attouchement ; il faut attendre longtemps avant de trouver un moment favorable pour l'expérience. Par contre, il est facile de faire cet essai avec un Ver anesthésié ou immobilisé ; la larve de *Pollenia*, dans ce cas, arrive, en 15 à 20', à pénétrer à l'intérieur de son hôte. Si, en captivité, le Ver est assez mobile, dans la Nature, on peut observer des Vers demeurant immobiles pendant des heures entières. Ces sont des Vers à moitié sortis du sol et se trouvant directement au-dessous d'objets appliqués contre la terre.

Il existe, surtout dans la Nature, un moment particulièrement propice à l'infection, c'est le moment de l'accouplement des Lombrics. En effet, pendant l'accouplement : 1) toute la partie antérieure du Ver de terre, y compris les segments génitaux, est exposée à l'air ; 2) le Ver reste pendant longtemps immobile ; 3) l'orifice génital mâle est largement ouvert ; 4) on constate la présence d'une gouttière remplie de sperme, entre les deux individus accouplés ; 5) il y a un épanchement de la sécrétion épidermique et du sperme sur les objets environnants, qui peut guider la larve de *Pollenia* après son éclosion.

Si la larve met de 15 minutes à une heure pour pénétrer dans un Ver ayant son orifice génital mâle assez serré, il lui faudra beaucoup moins de temps quand cet orifice est largement ouvert.

CHAPITRE III

RÉACTIONS DIVERSES DE LA LARVE DE *POLLENIA* AU MILIEU

§ 1. — NOMBRE ANNUEL DES GÉNÉRATIONS

On doit se demander combien de générations peut présenter notre Mouche au cours d'une année.

Pour ce qui concerne les *Pollenia rudis* du jardin du Laboratoire, je peux affirmer qu'il n'y a qu'une seule génération par an. Je n'ai jamais trouvé les différents stades larvaires entre les mois de juillet et d'octobre. La Mouche pondrait donc, au cours du mois d'août et les larves écloses pénétreraient dans l'hôte au fur et à mesure des rencontres ; il est à supposer que les larves, une fois écloses, peuvent résister pendant assez longtemps à l'état libre, en attendant qu'elles puissent envahir leur hôte.

Ce fait est connu pour la larve primaire d'*Hirmoneura* parasite de larves de *Rhizotrogus* et étudiée par BRAUER (1883^b), ainsi que pour certaines larves de *Tachinidae*, comme celles de *Eupelleteria magnicornis* étudiée par TOWNSEND, d'*Echinomyia fera* étudiée par

PANTEL, ainsi que pour toute une série de larves de Muscides parasites, qui correspondent au IV^e (et peut-être au V^e) groupe de PANTEL. Il est à remarquer que les larves du IV^e groupe se caractérisent généralement par la forte chitinisisation de la peau de la face dorsale qui, composée de plaques polygonales de chitine dure, forme une sorte de carapace protectrice. Cette adaptation spéciale les différencie beaucoup des larves de *Pollenia*, qui ne présentent dans leur structure rien de pareil ⁽¹⁾.

Ceci dit, je suis loin de généraliser ces faits et il est fort possible que, dans d'autres localités, existe une génération d'été. Pour admettre son existence, il faut supposer que le cycle évolutif serait beaucoup plus rapide et que la longue phase intracœlomique serait réduite à quelques jours. En effet, de tout ce qui précède, il résulte que les *Pollenia* sont capables de pondre vers la fin de juillet ou au commencement d'août, et que le cycle d'hiver s'établit vers le commencement d'octobre. S'il existe une génération d'été, il faut que tout le cycle s'accomplisse en deux mois. Etant donné que la durée des différentes phases du cycle précédent, depuis la perforation du prostomium jusqu'à l'éclosion de la Mouche a été enregistrée dans les conditions de température optima, nous pouvons appliquer ces données au cycle de la deuxième génération. Il faut supposer que la nymphose, dans ce cas, durerait aussi un mois, il resterait donc un mois pour tout le reste du cycle. En soustrayant 20 jours pour les stades larvaires II et III, il n'en reste qu'une dizaine pour toute la partie du cycle depuis la ponte jusqu'au stade II. La phase intracœlomique se réduirait à quelques jours. La larve de *Pollenia*, ayant une fois pénétré dans la vésicule séminale du Ver de terre, ne s'y arrêterait pas, mais continuerait directement son chemin vers le prostomium ; elle se comporterait donc comme beaucoup de larves des Tachinaires, qui, après avoir pénétré dans leur hôte, percent aussitôt le soupirail respiratoire.

Il reste enfin à envisager le cas où les *Pollenia* hibernent. Dans ce cas, les mouches s'échappent, dès le printemps, à l'extérieur ; elles pondraient, (probablement dès le mois d'avril) et leurs larves envahiraient les Vers de terre dès le mois d'avril ; la phase intra-

⁽¹⁾ PANTEL signale pourtant (p. 70, remarque) que « les caractères dont nous parlons ne sont pas toutefois d'une raideur absolue ; il existe des espèces, dans le groupe, où la larve nouveau-née est fusiforme et presque entièrement blanche (*Pelleteria prompta*) ».

cœlomique serait très raccourcie, tandis que le reste du cycle se poursuivrait parallèlement à celui des larves hivernant dans le cœlome. N'ayant pas rencontré de *Pollenia* hivernant dans notre laboratoire, je n'ai pu suivre ce cycle de printemps, à moins que je n'aie considéré quelques Vers infectés au mois d'avril comme l'ayant été dès le mois d'octobre précédent ; pratiquement, il est impossible de distinguer ces deux cas.

§ 2. — SUR LE DÉTERMINISME ET LA DURÉE DE L'ÉTAT HYPNODIQUE DE LA LARVE INTRACŒLOMIQUE

Nous avons déjà vu plus haut que la phase la plus longue du cycle est la phase intracœlomique, elle dure en effet de 7 à 8 mois, tandis que tout le reste du cycle, métamorphose comprise, n'en dure pas plus de deux ou trois.

Nous savons aussi que la vie dans les segments génitaux est un état temporaire, sorte d'état hypnodique pendant lequel la larve est presque immobile, ne s'accroît pas et probablement ne se nourrit pas. D'autre part, cette période de la vie ralentie relie deux périodes de vie active : celle qui débute à l'éclosion et va jusqu'à la pénétration dans l'hôte, et celle qui s'étend de la migration jusqu'à la fin du cycle. Il est donc intéressant de se demander quel est le déterminisme de cette longue durée de la phase intracœlomique ? Peut-on provoquer par un moyen quelconque la migration précoce de la larve et quel sera le facteur déterminant ce réveil.

Que le réveil précoce soit réalisable, on peut s'en assurer rien qu'en regardant les dates des différentes observations mentionnées plus haut. D'une façon générale, j'ai provoqué la migration précoce de la larve cœlomique, chaque fois que je transportais les Vers parasités, du dehors dans la salle de travail du laboratoire, c'est-à-dire en les mettant à une température plus élevée. Ce fait pourrait conduire à supposer que la vie ralentie du parasite n'est qu'une conséquence de l'affaiblissement général de l'hôte, accompagné d'inanition et d'épuisement, et qu'un changement de température, amenant l'hôte à l'état de nutrition active produit des changements dans le métabolisme, qui influenceraient sur le parasite, en lui apportant les substances nutritives

indispensables pour son développement. Or, tous les faits contredisent cette supposition. Le Ver de terre (*Al. chlorotica*) est, comme nous l'avons vu, loin de subir un épuisement quelconque pendant tout l'automne et le commencement de l'hiver ; il est au contraire en pleine activité nutritive et génitale ; ses vésicules séminales sont remplies d'éléments sexuels en voie de prolifération et, ses spermatophores sont remplis de spermatozoïdes ; on trouve, à ce moment, dans la terre, des cocons avec de jeunes Oligochètes. Que le réveil du parasite n'est pas provoqué par le changement dans le métabolisme nutritif de l'hôte, cela résulte encore de ce fait, qu'en soumettant à la température élevée de 19° à 21° plusieurs Vers parasités, dont les uns étaient placés sur la terre ordinaire, d'autres dans la terre stérilisée, d'autres dans du papier buvard humide et enfin d'autres dans un bocal humide sans aucun aliment, toujours j'ai obtenu le même résultat : la larve cœlomique, cinq à vingt jours après, commence à se déplacer vers le prostomium et fait un trou respiratoire. Ceci nous prouve que *le seul facteur qui détermine le sommeil hivernal, est le froid, et qu'il suffit que la température monte jusqu'à 19°-21° pour que la larve se réveille et commence à se déplacer vers le prostomium de l'hôte,*

D'une expérience à l'autre, on constate naturellement quelques variations ; les différentes phases du parasitisme ne suivent pas strictement la température, mais il ne s'agit que de variations individuelles, de très faible amplitude, et l'on ne peut en tenir compte dans la question qui nous occupe maintenant. Cela posé voici quelques chiffres ⁽¹⁾ :

Je recueille, le 14 novembre, un lot de 6 Vers, renfermant une larve au stade I intracœlomique, qui, dans les conditions naturelles, aurait passé au stade III vers la fin de juin. Placées le 1^{er} décembre dans une étuve à température de 19 à 21°, chacune de ces larves se trouve le 16 décembre à l'état suivant :

Le n° 1 ne présente qu'une larve phagocytée, kyste brun.

Le n° 2 présente une larve au stade I dans la vésicule séminale, probablement vivante.

Le n° 3 présente une larve au stade I dans la vésicule séminale, probablement vivante.

Le n° 4 présente une larve au stade I, dans le 5^e segment du ver.

Le n° 5 présente une larve au stade II, l'extrémité postérieure sortie.

Le n° 6 présente une larve au stade III, représentée dans la figure 5 pl. II.

(1) Voir aussi les documents de la page 21.

§ 3. — RÉACTION DE L'HÔTE CONTRE LE PARASITE

Le fait que la larve de *Pollenia* arrive dans le cœlome du Lombric n'entraîne nécessairement ni la mort de ce dernier ni la continuation du cycle évolutif de la larve. En effet, pendant la longue durée de l'évolution larvaire de *Pollenia*, nombreuses sont les éventualités où le Ver peut se débarrasser de son parasite, en le tuant directement ou indirectement.

La réaction défensive de l'hôte contre l'envahissement de son parasite peut se ramener à deux catégories de phénomènes : A. formation de kystes phagocytaires ; B. expulsion mécanique de la larve parasite.

A. — **Formation de kystes phagocytaires** (pl. III). — Nous avons déjà vu que les larves intracœlomiques, pendant toute la durée de leur état hypnodique, sont souvent entourées par des phagocytes de l'hôte qui forment autour d'elles de vrais kystes. Parmi ces kystes, nous en avons mentionné qui renferment une ou plusieurs larves mortes (fig. 11 et K fig. 12, pl. III), d'autres qui renferment une larve vivante (fig. 10 et V fig. 12) et d'autres enfin, les deux à la fois (fig. 8).

Les kystes phagocytaires, qui renferment un cadavre, peuvent être distingués, avant même qu'on constate l'état de la larve, à leur couleur brunâtre. Elle est due à ce que les phagocytes se chargent de granulations jaunes résistant à tous les procédés de fixation histologique. Si on comprime un de ces kystes, on constate que la larve se trouve dans un état de destruction plus ou moins avancé.

Les organes sont dissociés et, par-ci par-là, on observe de grandes gouttelettes réfringentes. Il y a enfin des kystes complètement bruns ne renfermant que les restes de la larve, réduits à l'armature buccale, à la cuticule et aux crochets de la peau. Ces kystes sont généralement libres dans la cavité générale des segments génitaux ; mais, par le brassage du contenu cœlomique du Ver, dû à ses contractions, les kystes sont quelquefois refoulés dans la cavité générale des derniers segments. Un kyste renfermant une larve vivante est incolore ; si on l'examine sous le

microscope, comprimé entre lame et lamelle, on constate que la larve est plus ou moins recourbée mais en parfait état ; tous les organes sont intacts et on peut voir, à travers le kyste, les battements réguliers du cœur de la larve.

La membrane que forme l'accumulation des phagocytes présente une certaine élasticité et offre une forte résistance, quand on la déchire avec les aiguilles, pour mettre la larve à nu. Pour débarrasser celle-ci de son kyste, il est souvent inutile de disséquer ce dernier ; il suffit de le comprimer entre lame et lamelle, pour la voir sortir du kyste. La larve commence alors à se mouvoir, d'abord lentement et seulement avec la paroi du corps ; ensuite elle met en mouvement le solide crochet médian buccal qui, faisant des mouvements de haut en bas, commence à déchirer les tissus. Les mouvements acquièrent une amplitude et une force de plus en plus grandes ; la larve arrive à perforer le kyste, en un endroit quelconque, par où elle fait sortir une de ses extrémités (fig. 9, pl. III). Elle quitte enfin son kyste, qui reste sous forme d'une capsule ou d'un manchon vide, dont les parois n'adhèrent plus à la larve. La formation de kystes phagocytaires, autour des larves vivantes, est un phénomène particulièrement intéressant, surtout quand on veut comparer le comportement de *Pollenia* à celui des larves parasites des Arthropodes.

En 1836, CUÉNOT a essayé d'élucider la question des rapports entre parasite et hôte chez les Arthropodes. Dans le chapitre *Défense de l'organisme contre les parasites* de ses *Etudes physiologiques sur les Orthoptères*, il a analysé les différents cas de la réaction phagocytaire d'un Orthoptère, *Gryllus domesticus* contre différents parasites : Grégarine, Nématode et larve de Diptère et voici les résultats de ses observations :

Les Grégarines ne sont jamais phagocytées, ni à l'état végétatif, ni quand elle sont conjuguées ; mais le tableau change, dès que l'on s'adresse aux kystes ; « tous, sans exceptions, sont recouverts d'un manteau phagocytaire » ; de même les spores qui s'échappent des kystes sont englobées par les phagocytes.

L'auteur a trouvé, une fois, un petit Nématode enkysté, qui était aussi entouré par les phagocytes et enfin, une fois, il a rencontré une larve de Diptère vivante qui n'était pas entourée de phagocytes. Nous lisons un peu plus loin que « les parasites

habituels, normaux d'une espèce n'éveillent que rarement la sensibilité des phagocytes, et que les cas de lutte sont une exception ».

PANTEL (1909) confirme cette opinion, en s'appuyant sur le fait que les larves qui subissent généralement la phagocytose, sont celles qui, s'étant détachées accidentellement de leurs gaines de fixation, sont tombées dans le cœlome de l'hôte et ont subi l'asphyxie, ou bien ce sont « les cadavres des individus ayant succombé dans la lutte pour la possession de l'hôte ». Par contre les larves vivantes et en bon état ne subissent jamais la phagocytose.

Plus tard (1898), dans ses *Etudes physiologiques sur les Oligochètes*, CUÉNOT semble avoir changé d'opinion, quant aux rapports entre les phagocytes de l'hôte et les parasites habituels. Nous lisons, en effet, dans ce travail : « Si l'on compare ces résultats avec ceux obtenus par METCHNIKOFF sur les *Naïs* et *Daphnia*, et par moi sur les Orthoptères, les Crustacés Décapodes, etc., on en conclura que l'action des phagocytes sur les parasites *habituels* varie extrêmement d'un groupe à l'autre, et qu'il semble impossible d'établir une loi générale : souvent les phagocytes restent parfaitement indifférents (Grégarines adultes des Lumbricidés, des Sipunculien et des Echinodermes; Bactéries, Sporozoaires et Cercaires des Crustacés Décapodes; Champignons entomophages des Insectes etc...); lorsqu'il y a englobement plus ou moins actif des parasites, il y a des alternatives : ou bien ceux-ci poursuivent leur évolution sans se soucier des phagocytes (kystes de Grégarines chez les Holothurides, les Lumbricidés, le *Gryllus domesticus*; Cercaires enkystées de *Distoma leptosoma* CREPL. chez *Arenicola marina* L; larve enkystée de *Gordius* chez *Naïs proboscidea* etc...), par la défaite ou la mort des parasites (*Monospora* des Daphnies, *Rhabditis* des Lumbricidés et du *Gryllus*); ce dernier cas est de beaucoup le plus rares.

L'exemple que CUÉNOT a choisi, celui des parasites de *Gryllus domesticus*, a ceci d'intéressant que ce sont justement ces trois catégories de parasites : Grégarines, Nématodes et larve de Diptère qu'hébergent les Vers de terre.

Je dois ajouter encore qu'il y a deux formes de Nématodes dans la cavité cœlomique des Oligochètes : L'une, le *Rhabditis* qu'on trouve presque toujours n'est qu'une jeune forme larvaire de

Nématode, qui n'arrive jamais à la maturité sexuelle. Ces Nématodes semblent être presque immobiles quand ils sont dans le corps du Ver ; ils semblent être entourés comme d'un kyste, par les dépouilles de leurs mues. Mais on trouve quelquefois, beaucoup plus rarement que ce *Rhabditis*, un autre Nématode, *Dicellis filaria* DUJARDIN. Ce Nématode que j'ai rencontré récemment dans deux Oligochètes *Allolobophora fætida* et *rosea*, habite aussi le cœlome des segments génitaux ; on en trouve généralement de 3 à 15 individus dans le même hôte. Ce qui est important, c'est que ce Nématode se présente toujours à l'état sexuel ; les deux sexes sont toujours ensemble. Ce Nématode est très vif ; l'accouplement et la fécondation se produisent dans le cœlome de l'hôte. Les femelles présentent toujours l'utérus rempli d'œufs en segmentation.

On trouve aussi, dans la cavité générale des Vers, des Bactéries et différents corps inertes, comme les soies du Ver tombées dans le cœlome et quelquefois aussi des grains de sable qui ont pénétré par une blessure de la peau ou du tube digestif.

Tandis que les Grégarines à l'état végétatif et les Nématodes libres comme *Dicellis*, ne sont jamais entourés de phagocytes, les kystes de Grégarines, ceux des Nématodes (*Rhabditis*) et les différents corps inertes le sont toujours. Or, la seule différence générale entre ces deux groupes de corps, c'est que ceux de la première catégorie sont mobiles, ceux de la deuxième sont immobiles. Quant aux larves des *Pollenia*, les phagocytes se comportent par rapport à elles, comme vis-à-vis des corps de la deuxième catégorie ; cela n'est pas d'ailleurs bien étonnant, vu l'immobilité presque complète et surtout l'inactivité physiologique de la larve pendant toute la saison d'hiver. Un fait important à rappeler, c'est que les larves de *Pollenia*, dès qu'elles commencent à effectuer leur migration vers le prostomium, ne sont jamais phagocytées, comme les Nématodes libres ou les Grégarines au stade végétatif.

Le fait que la larve de *Pollenia* est entourée de phagocytes n'entraîne pas inévitablement sa mort ; elle peut, en effet, dès l'arrivée du printemps, se débarrasser de son kyste et effectuer toute son évolution ultérieure. De même les kystes de Grégarines entourés de phagocytes ne sont nullement endommagés et développent leurs spores comme aussi les kystes des Nématodes ne

souffrent nullement, des nombreuses couches de phagocytes qui les entourent. Il se dégage de ces faits que les Arthropodes ne doivent pas être considérés comme ayant, vis-à-vis des parasites, une réaction phagocytaire particulière qui serait différente de celle des autres organismes qui ne sont pas couverts de chitine. Dans les Arthropodes, comme dans tous les autres organismes, les corps étrangers, quand ils sont très peu actifs physiologiquement, peu mobiles ou immobiles, subissent les attaques des phagocytes.

Si les larves de Diptères observées par PANTEL et CUÉNOT ne sont pas entourées de kystes phagocytaires, c'est parce qu'elles sont des organismes mobiles et surtout actifs au point de vue des échanges nutritifs avec l'hôte. Ceci est naturellement le cas dans le cycle d'été du parasite. Quant au cycle d'hiver, quand la température basse ralentit l'activité du parasite, si ce dernier échappe encore à la phagocytose, c'est sans doute parce que le même facteur température, agit de façon plus ou moins analogue sur l'hôte, en ralentissant son activité physiologique et en particulier celle de ses phagocytes.

La différence essentielle entre l'activité phagocytaire des Arthropodes et celle des Vers, vis-à-vis des mêmes parasites (larves de Diptères), se ramène à ce que, dans le 1^{er} cas, la température agit d'une façon plus ou moins égale sur l'hôte et le parasite — ce qui n'est pas étonnant vu que tous les deux sont des Arthropodes, — et dans le deuxième cas la température basse arrête l'activité du parasite (Arthropode) sans arrêter celle de l'hôte (Ver) (1).

D'autre part, il ne faut pas concevoir que la réaction phagocytaire se produit dans le but de tuer le parasite. Très souvent, comme c'est le cas pour les Grégarines et les Nématodes, les phagocytes ne réagissent pas sur les organismes, quand ils

(1) D'après BRASIL (1905), la phagocytose des éléments étrangers, que l'on trouve dans la vésicule séminale des Oligochètes, depuis l'automne et pendant tout l'hiver, n'est qu'un cas particulier de la phagocytose générale des vésicules séminales renfermant des produits sexuels qui ne peuvent plus être utilisés.

Il n'en est rien, pour le cas que nous étudions ; en effet, comme nous l'avons déjà vu, la vésicule séminale, quand elle est dépourvue de corps étrangers, reste intacte pendant tout l'automne et l'hiver : l'enkystement phagocytaire des larves de *Pollenia* ne touche que la partie de la vésicule la plus rapprochée de la larve, tandis que le reste de la vésicule séminale renferme des éléments en parfait état, même en voie de prolifération, attendu qu'il n'est pas difficile de trouver des cellules folliculaires en karyokinèse.

sont en état de croissance et d'échanges actifs avec leur hôte, c'est-à-dire quand ils font une vraie exploitation de leur hôte, mais l'action phagocytaire commence à se produire, sur les formes enkystées, à échange nutritifs réduits et cette réaction phagocytaire est, dans la plupart des cas, sans aucun effet sur le parasite ⁽¹⁾.

B. Expulsion de la larve parasite. — Le Ver peut se débarrasser de la larve en la rejetant au dehors ; cette dernière ne pouvant plus pénétrer dans le Ver doit inévitablement périr. La larve peut être rejetée de différentes façons, suivant le stade où elle se trouve et les rapports qu'elle a contractés avec son hôte.

a) L'expulsion peut avoir lieu dès le début de la phase de migration. Il arrive quelquefois que la larve, au lieu de suivre son chemin vers le prostomium, perfore en un endroit quelconque l'œsophage ou le pharynx et pénètre dans la lumière intestinale ; cette larve est engloutie par le Ver de terre, entraînée par les mouvements péristaltiques de l'intestin vers l'extrémité postérieure et expulsée par l'anus. Cette larve meurt dehors.

b) Si la larve arrive dans le prostomium, la tête en avant et le déchire par son armature buccale, elle est presque inévitablement expulsée au dehors, au moment où elle effectue la torsion, qui mettra à nu ses stigmates postérieurs.

⁽¹⁾ Il est important de remarquer que le comportement phagocytaire des animaux d'autres groupes zoologiques comme les Echinodermes, vis-à-vis des Grégarines est en tout point comparable à celui des Artropodes et des Vers. Voici ce que nous trouvons à ce sujet dans le travail de L. LÉGEN (1897) sur le *Lithocystis schneideri*, parasite d'*Echinochardium cordatum* : « Pendant la jeunesse des Grégarines, et même pendant les débuts de la conjugaison, on n'observe jamais de phagocytes à leur surface, sans doute à cause des mouvements extrêmement vifs que présentent alors les parasites..... Ce n'est qu'à l'approche de l'enkystement, lorsque la Grégarine globuleuse ne présente plus que de faibles contractions, que ceux-ci réussissent enfin à prendre pied sur l'ennemi et à s'accoller étroitement à sa surface ; mais bientôt aussi la Grégarine va s'enkyster définitivement en secrétant une paroi résistante et inattaquable par les phagocytes. Désormais, ces derniers n'auraient plus d'action sur le parasite qui va continuer tranquillement son travail de sporulation, renfermé dans sa forteresse inexpugnable. »

Un cas exceptionnel, au point de vue de phagocytose, a été observé par CAULLERY et MESNIL (1898) chez les formes B de *Dodecaceria concharum* (Cirratulien) parasitées par une Grégarine (*Gonospora*). Ici et « principalement chez les individus métamorphosés (p. 88) » les formes végétatives de la Grégarine sont souvent entourées par les phagocytes et fréquemment tuées. Ce fait exceptionnel de la formation d'une membrane phagocytaire autour d'une Grégarine à l'état végétatif est incontestablement lié à un état physiologique spécial du Ver, qui accompagne la métamorphose.

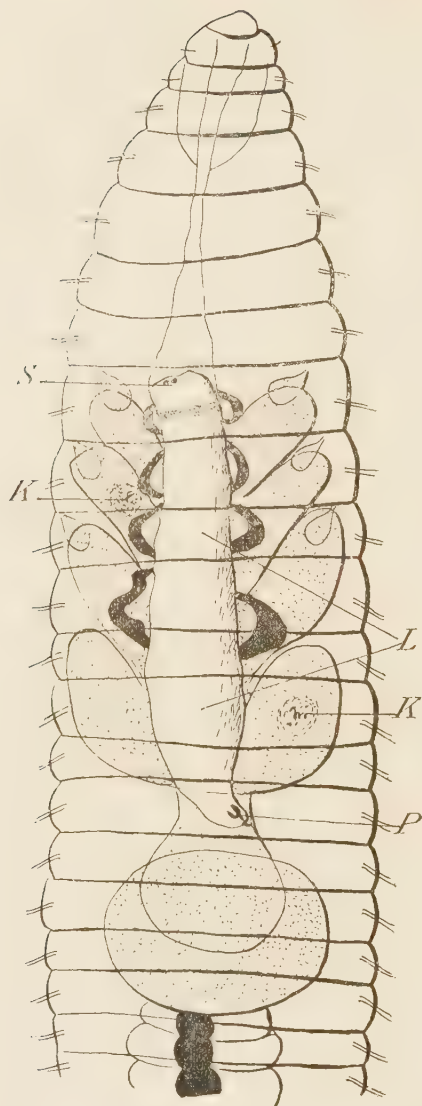


Fig. III. — Un Ver, *Allol. chlorotica*, présentant une grande larve au stade II. *L*, et deux kystes phagocytaires *K*, avec les restes de larves primaires de *Pollenia*. *S* les stigmates de la larve *L*. La larve *L* du stade II est profondément enfoncée dans le tube digestif. Ce Ver provient d'un élevage au laboratoire; il a été tué le 5 janvier 1914.

c) Une fois arrivée au prostomium et quand elle a mis à nu son extrémité postérieure, si la larve détruit trop rapidement la cloison qui la sépare du pharynx, étant encore trop petite par rapport à la lumière de ce dernier, elle subit le même sort que la larve du cas *a*.

d) Depuis le moment de la perforation du prostomium jusqu'à la phase libre, la larve passe par deux moments critiques pour elle : ce sont les moments des deux mues, au cours des passages de la larve du stade I au stade II et du stade II au stade III. En effet, il arrive, pendant chacune des mues, un moment où l'armature buccale ancienne cesse d'être fonctionnelle; détachée des parties molles de la larve, elle est mobile à l'intérieur de l'armature buccale du stade suivant, qui n'est pas encore bien chitinisée ou du moins n'est pas encore fixée dans le tissu de l'hôte. La larve, à ce moment, n'est presque pas fixée dans son hôte et les contractions de ce dernier,

ajoutées aux mouvements des larves, ayant pour but de sortir de sa mue, la font expulser au dehors.

Parmi les larves que j'ai trouvées expulsées du Ver, la presque totalité appartient justement aux larves à double armature buccale, c'est-à-dire en train de subir une mue et surtout la mue reliant les stades II et III. Une fois la larve expulsée, elle ne peut plus rentrer dans un Ver et elle meurt au dehors à côté de son hôte. La fréquence de ce phénomène varie suivant l'endroit où se trouve le Ver parasité : quand le Ver est dans la terre, l'expulsion est plus rare que quand il se trouve à la surface. Ceci est facile à comprendre ; étant entourés de terre de tous côtés, le prostomium et par conséquent l'extrémité postérieure de la larve ont plus de chances d'être appuyés contre un objet quelconque et de se maintenir pendant la très courte période de la mue.

e) Il arrive quelquefois que la larve, au stade I, II ou III, s'entonce, pour une cause quelconque, assez loin dans l'œsophage ; elle arrive souvent à subir le sort des larves *a* (fig. III L).

f) Quelquefois le Ver subit une destruction trop rapide de sa partie antérieure ; la larve se trouve donc mise à nu d'une manière trop précoce et si, à ce moment, le Ver fait quelques mouvements brusques, la larve se trouvant détachée de lui, ne peut plus s'accrocher à la plaie du Ver qui peut se déplacer ; elle meurt dans la terre.

Il peut y avoir d'autres éventualités, où les Vers se débarrassent de la larve vivante, mais qui m'ont échappé. En tout cas, je peux dire que de ces 6 éventualités, 5 sont plutôt rares, tandis que le cas *d* est assez fréquent, surtout chez les Vers parasités séjournant à la surface de la terre et ne pouvant pas y pénétrer.

§ 4. — SORT DES LARVES « SURNUMÉRAIRES »

Un Verde terre peut renfermer dans son coelome de une à quatre larves primaires de *Pollenia* (fig. 2, pl. II, fig. 8, 11 et 12, pl. III et fig. III). Or, comme nous l'avons déjà vu, une seule larve peut accomplir son cycle pour donner l'Insecte adulte ; les autres doivent donc inévitablement périr. On peut se demander de quelle façon se produit cette élimination des autres larves que

nous appellerons, suivant l'exemple de PANTEL (1909), « surnuméraires ». Deux cas sont à envisager : les larves surnuméraires s'éliminent sans l'intervention directe de leurs congénères, ou par l'intervention directe de ces dernières.

Dans le premier cas, l'élimination se fait directement par le Lombric lui-même : les différentes larves ne présentant pas la même résistance à l'action phagocytaire, les unes persistent, tandis que les autres périssent tuées et phagocytées. Dans ces cas, on trouve le cadavre des larves en train de subir la phagocytose ; les organes sont en désagrégation plus ou moins avancée, mais la peau est généralement intacte, ne présentant pas, en tous cas, de traces locales de blessures.

D'autre part, parmi les larves mortes et entourées de phagocytes, on en trouve qui présentent des taches noires sur la cuticule (fig. 8 et 11, pl. III). Ces taches ne sont autre chose que des cicatrices, provenant de coups des crochets donnés par une larve voisine, et, si ces blessures n'entraînent pas directement la mort de la larve, elles les rendent en tout cas plus faibles et moins résistantes à l'action phagocytaire.

Pour que ces coups de crochets puissent être possibles, il faut que les larves soient plus ou moins actives et rapprochées les unes des autres. Pendant toute la vie intracœlomique, on ne peut guère considérer que deux moments où les larves sont actives : c'est probablement le moment qui suit immédiatement la pénétration de la larve dans le coelome et précède le sommeil et la période allant du début de la migration à la formation du trou respiratoire dans le prostomium. Et, en effet, pendant tout l'hiver, on peut trouver beaucoup de kystes phagocytaires à deux larves, dont une est vivante quoique immobile, l'autre morte et dont l'intérieur est désagrégé, cette dernière, comme la figure le montre (fig. 8, pl. III), porte sur sa cuticule des cicatrices dues à des blessures. La blessure date donc probablement d'une époque éloignée précédant l'enkystement, où les deux larves étaient mobiles. On trouve encore des cadavres avec des traces de blessures et phagocytes, après l'époque du réveil estival : ces larves paraissent être récemment tuées.

Souvent des larves assez éloignées l'une de l'autre pendant tout l'hiver s'approchent pendant la migration et l'une blesse l'autre.

Je suis loin d'affirmer qu'une larve doit toujours débarrasser

son milieu de ses « concurrents vitaux » avant de percer le soupirail respiratoire et je ne partage pas là-dessus l'opinion de PAXTEL (1902 et 1909, de DE MEIJERE (1904) et NIELSEN (1909). A aucun moment (et par aucun mouvement) la larve ne trahit l'« intention » de rester l'unique possesseur de son hôte. Les coups de crochet qu'elle donne et qui blessent sa voisine sont portés au hasard et ne sont jamais prédestinés à la larve qui les reçoit. Et, si une larve est mortellement blessée, ce n'est pas toujours la larve la plus faible dans la lutte pour l'existence, mais celle qui, grâce à quelques conditions spéciales, a pris une position fâcheuse, en plaçant une partie quelconque de son corps dans le champ d'action du crochet mandibulaire de sa voisine.

On peut se demander ce qui se passe lorsque deux larves primaires cœlomiques, n'ayant pas subi le phagocytose ne se sont rencontrées, ni pendant la période de la vie active avant la phase de l'hypnodie, ni pendant le réveil. Ceci arrive surtout quand les larves sont éloignées et se trouvent par exemple, dans deux segments différents, comme les 9^e et 11^e ou 12^e ou 14^e.

Un grand nombre des Vers renfermant deux ou plusieurs larves, que j'ai pu étudier, m'ont montré qu'il y a souvent un certain écart de temps dans l'évolution relative de chacune de ces larves. Ainsi, une des larves passe à l'état de la vie active et commence sa migration, tandis que l'autre reste encore presque immobile. La larve qui est en avance (soit pour s'être réveillée plus tôt, soit pour avoir été plus près du prostomium) arrive déjà à percer un soupirail respiratoire et même quelquefois à passer par une ou deux mues, quand l'autre commence à peine ses premiers mouvements. Cette dernière se déplace dans le même sens que la première, mais, avant d'arriver vers le prostomium, elle doit inévitablement passer par le champ d'action du crochet ou des crochets mandibulaires de la première larve qui a acquis toute son activité. Dans ce cas, elle est ou blessée et retombe dans les segments génitaux où elle subit la phagocytose (fig. 2, pl. II); ou bien, ne pouvant plus avancer vers le prostomium, elle perfore le pharynx ou l'œsophage et subit le sort des larves avalées par le Ver, c'est-à-dire qu'elle est rejetée au dehors et meurt. Le trou dans le pharynx ou l'œsophage est souvent fait par la première larve; dans ce cas, la deuxième larve, à peine partie à l'avant du Ver, tombe dans la lumière du tube digestif

et est expulsée au dehors. A titre d'exemple, je citerai un des cas où deux larves vivantes ont effectué leur migration vers le prostomium.

21 janvier. — Un Ver, renfermant deux larves cœlomiques est mis dans un bocal avec de la terre, à la température du laboratoire.

30 janvier. — Une des larves a émigré et pratiqué le soupirail respiratoire ; l'autre reste encore immobile dans la vésicule séminale.

3 février. — La première larve a effectué une mue ; elle est au stade II, tandis que la deuxième larve commence à se déplacer.

4 février. — La première larve est au stade II, la deuxième est tombée dans la lumière du tube digestif (gésier).

5 février. — La première larve se trouve au stade II ; la deuxième est expulsée par l'anus et retrouvée vivante à côté du Ver.

Une seule fois, j'ai observé le cas suivant : un Ver présentait deux larves dans sa cavité générale. Une de ces larves est arrivée au prostomium et a pratiqué le soupirail respiratoire ; l'autre restait encore dans le cœlome. Quelques jours après, la première larve a été expulsée par le Ver au moment même où elle passait du stade I au stade II ; la deuxième larve a commencé à se déplacer, est arrivée au prostomium et a pris la place occupée par la larve précédente ; elle a fini par terminer son cycle et donner l'insecte adulte.

On voit donc que si les larves surnuméraires, ne sont pas éliminées pendant la vie intracœlomique, elles le sont forcément plus tard, parce que le seul endroit dans le Ver (*Allolobophora chlorotica*), où la larve de *Pollenia rudis* peut évoluer, le prostomium, est déjà pris par une larve qui a eu le temps de grossir et devenir active. Cette dernière, tout comme la larve cœlomique, se comporte vis-à-vis de son milieu, comme si elle était l'unique possesseur de l'hôte ; elle blesse l'autre larve par un de ses coups de crochets portés au hasard, comme le ferait la larve cœlomique.

* *

On voit donc, à un moment donné, qu'un Ver ne renferme qu'une larve. Un observateur non prévenu pensera qu'étant donné qu'un Ver ne peut fournir de substances nutritives que pour le développement d'une seule Mouche, une seule larve y pénètre et en prend possession.

Nous touchons ici à un problème demeuré longtemps obscur

et dont l'intérêt biologique a été récemment mis en évidence, dans le travail sur l'*Instinct de l'Isolément* de M. Et. RABAUD (1913). Ce travail a introduit dans ce problème toute la clarté indispensable pour qu'on puisse maintenant aborder cette question intéressante.

L'isolement de larves de *Pollenia*, au stade de la perforation du prostomium, est loin d'être primitif : deux ou plusieurs larves pénètrent dans un Ver de terre et chacune de ces larves se comporte comme si elle était seule en possession de l'hôte. Nombreuses sont les éventualités d'isolement et cet isolement entre dans la catégorie des « isoléments secondaires ». Nous pouvons enfin conclure avec RABAUD (p. 215) que « l'isolement, dans lequel diverses larves passent leur existence, n'est pas la conséquence d'un instinct qui, par un moyen ou par un autre, empêche une femelle de pondre ou une larve de pénétrer là où une femelle a déjà pondu, là où une larve a déjà pénétré. L'observation attentive montre, en effet, qu'une plante ou qu'un animal porteur d'un parasite exercent sur tous les parasites de même espèce ou d'espèces différentes une attraction semblable à celle qu'ils ont exercée sur le premier. Tout se passe comme si cette plante ou cet animal était absolument indemne ; dans tous les cas ni l'un ni l'autre n'a subi, à ce point de vue aucun changement appréciable ».

§ 5. — INFLUENCE DE L'HÔTE SUR LA VARIATION DE TAILLE DES PARASITES ADULTES.

On sait, depuis ROBINEAU-DESVOIDY, que dans l'espèce *Pollenia rudis* FAB. « les individus offrent une grande différence dans leur taille ».

Plusieurs fois, au cours de mes recherches, j'ai pu vérifier ce fait intéressant, et, ayant sous la main un matériel suffisamment abondant relatif aux différents stades de cet Insecte, j'ai pu en chercher l'explication.

Comme pour tous les Diptères, et même tous les Insectes holométaboles, la taille de *Pollenia* adulte dépend directement de celle de sa pupe et les dimensions de ces dernières sont proportionnelles à celles de la larve, au moment qui précède immédiatement

la nymphose. On peut donc dire d'une façon générale, que *la variation de taille d'un Insecte holométabole est la conséquence, de celle de la taille de la larve qui va se métamorphoser.*

Quelle est la cause de cette dernière variation de taille ? Au moins pour ce qui concerne le cas de *Pollenia*, je peux dire, sans restriction, qu'elle dépend directement de la quantité de matière nutritive ; si la nourriture, pour une cause ou pour une autre, est épuisée avant que la larve arrive à sa taille définitive, elle se transforme en une puppe plus petite, qui donne un insecte petit. Or, le manque de nourriture peut tenir à plusieurs causes :

1) La dimension du Ver parasité. Souvent, des larves de *Pollenia* parasitent des individus d'*Allolobophora chlorotica* devenus très petits, par suite de la perte d'une grande partie de leur corps, enlevée mécaniquement ou par autotomie, avant ou après l'infection par *Pollenia*. Dans ces conditions, la larve est encore assez petite, quand il ne reste plus rien du Ver. La larve se transforme tout de même (quand elle n'est pas trop petite) et donne un petit imago, deux ou trois fois plus petit que l'Insecte normal.

2) Au moment où la larve de *Pollenia* n'est plus attachée à son hôte que par deux ou trois segments antérieurs, il arrive quelquefois que la larve se détache du Ver avant d'atteindre sa taille définitive (phénomène dû, soit à une contraction subite du Ver ou de la larve même) ; ainsi écartée de son point de fixation ; elle ne peut se fixer en un autre point ; elle se transforme cependant à côté du reste de son hôte et donne une petite puppe puis un petit imago.

3) La destruction complète du Ver parasité n'est pas toujours le fait de la larve parasite seule ; parfois, en effet, il se produit autour de la larve une inflammation des tissus ; cette infection locale se propage, de proche en proche, et envahit une grande partie du Ver parasité. Le Ver, conservant encore la presque totalité de ses segments mais mort, subit une décomposition rapide, et, grâce aux brassages dûs aux mouvements de la larve, tombe en une vraie liquéfaction. Les produits de cette décomposition sont rapidement absorbés par la terre et la larve n'ayant plus de nourriture se transforme en une puppe plus petite qui donne un petit imago. J'ai pu, en outre, constater que cette décomposition rapide du Ver de terre a lieu chaque fois que le Ver parasité est maintenu à la surface de la terre, c'est-à-dire chaque fois

que la perforation du prostomium surprend le Lombric au moment où il se trouve à la surface de la terre.

Par contre, les Vers parasites qui se trouvent profondément enterrés ne m'ont jamais montré ce phénomène de décomposition rapide de l'hôte. Dans ce cas, ce qui reste du Ver garde encore une activité et l'aspect frais.

Chaque fois qu'une larve n'ayant pu arriver à sa taille définitive, parce que sa nourriture était épuisée, est mise sur un autre Ver tué et disséqué, elle continue à manger, grossir et arrive à sa taille normale (fig. G, pl. I). Ceci ne réussit pas toujours. Pour que la larve recommence à manger, une fois qu'elle a cessé, il faut que la durée de cette disette ne dépasse pas deux ou au plus trois jours ; une fois ce temps passée, la larve mise sur la nourriture (un Ver disséqué) s'éloigne, s'enfonce dans la terre et se transforme en une petite pupe.

Cette variation de taille de *Pollenia* doit être rapprochée des cas analogues, observés par PANTEL, chez les Tachinaires parasites des Insectes. Cet auteur a pu observer deux cas particulièrement intéressants, celui de *Meigenia floralis* et *Thrixion halidayanum*. Les larves des premières parasitent, aux environs du Puy, « une larve de Coléoptère phytophage très dodue (*Timarcha* ?) » tandis que les *M. floralis* type, parasitent des *Crioceris*, beaucoup plus petites. Cette différence dans les dimensions de l'hôte a provoqué une différence dans la taille du parasite ; en effet, les premières ont donné des formes plus grandes que les dernières, à tel point que, soumis à l'examen d'un savant spécialiste, elles ont été considérées par lui comme *M. floralis* v. *major* (ined). La différence porte sur tout le cycle ; même les œufs de la variété *major* sont, d'après PANTEL, de 800 μ , tandis qu'ils ne sont que de 600 μ chez le type.

Le cas de *Thrixion* est l'inverse du précédent. TAVARES (46, d'après PANTEL) a pu observer le *Thr. halidayanum*, provenant d'une petite variété portugaise du *Leptynia attenuata* PANT., variété *barrettii* TAVARES. Le *Thrixion* s'attaquait ici surtout au mâle et était de taille très inférieure à celle du type qui parasite les *Leptynia hispanica* Bol. et *Bacillus gallicus* Charp.

Ces constatations sont particulièrement intéressantes, au point de vue biologique ; elles nous montrent comment, sous l'influence directe du milieu, peuvent s'établir des races de taille notablement

supérieure ou inférieure à celle du type. Si on admet l'absence de variations individuelles de tailles dans la variété *major*, le croisement de cette race avec la race petite est devenu difficile ou impossible et nous toucherons alors à un cas de ségrégation physiologique des plus intéressants.

Quoique le milieu nutritif des larves saprophages ne soit pas aussi limité que celui des parasites, la variation de taille de ces Insectes, souvent remarquée, est probablement due à la même influence. Une modification quelconque survenue dans leur milieu nutritif, par exemple le changement d'état hygrométrique, peut provoquer l'arrêt de nutrition et la nymphose précoce de larves qui donnent de petites pupes et de petits imagos.

CHAPITRE IV

MORPHOLOGIE DE LA LARVE DE *POLLENIA*

Etant donné que le commencement du cycle larvaire des Diptères est en rapport étroit avec le mode de ponte et que celui-ci est intimement lié à la structure anatomique de l'organe génital femelle, l'étude de ce dernier nous donnera quelques renseignements sur le début du cycle larvaire.

Comme la figure IV le montre, l'organe génital femelle de *Pollenia* est construit sur le type des Muscides ordinaires, comme *Musca*, *Calliphora*, *Lucilia*, etc... L'ovaire *ov.* de la femelle mûre est très volumineux, surtout à cause du grand nombre d'œufs qui sont mûrs à la fois. Les oviductes *od.* sont relativement assez courts et, avant de pénétrer dans l'utérus *ut.*, ils se réunissent en formant une sorte d'utérus antérieur. Au sommet, et dorsalement par rapport au vagin, s'ouvrent les trois conduits de trois réceptacles séminaux, très chitinisés et de couleur brune. Latéralement par rapport aux réceptacles séminaux, s'ouvre une des glandes accessoires, assez large, qui se recourbe sous l'ovaire et est reliée à ce dernier, au moyen d'un tractus fibrillaire, qui n'a la structure, ni d'une trachée, ni d'un conduit, et qui, par conséquent, ne met pas en rapport intime l'ovaire avec la glande accessoire,

comme cela a été admis par LOWNE (1895). Le vagin est court et fortement musclé.

Dans son ensemble, l'organe génital femelle de *Pollenia rudis* suggère bien l'idée qu'il s'agit d'une femelle pondant un grand

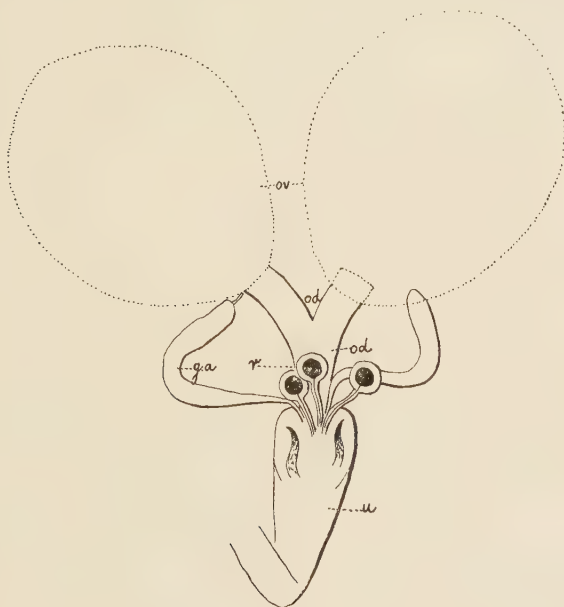


Fig. IV. — Appareil génital de la femelle de *Pollenia rudis* : *ov* ovaire ; *od* oviducte ; *u* utérus ; *ga* glandes accessoires ; *r* réceptacle séminal.

nombre d'œufs à la fois et qui ne séjournent longtemps, ni dans l'utérus, ni dans le vagin, de sorte que tout le développement embryonnaire s'effectue à l'extérieur.

§ 1. — ŒUF

L'œuf de *Pollenia*, qu'il soit extrait du corps de la femelle ou pondu, a le même aspect (fig. 23, pl. VI) ; il est assez petit par rapport à la taille de l'Insecte. Il est rétréci et tronqué à son pôle antérieur et arrondi à l'autre bout. La face dorsale est plus convexe que la ventrale.

Cette dernière présente un long sillon longitudinal, qui se ter-

mine en cul-de-sac, avant d'arriver à l'extrémité postérieure de l'œuf. Les deux bords parallèles de ce sillon se replient encore sur eux-mêmes en ne laissant entre eux qu'une fente longue et étroite. Tout le chorion de l'œuf présente un réseau de chitine renforcé à mailles très petites et de formes irrégulières et variables, rondes, triangulaires, polygonales etc.... Les œufs pondus (non fécondés) m'ont montré que le chorion n'est pas collé à la membrane vitelline; il suffit, en effet, de déchirer le chorion, en un point quelconque et de comprimer l'œuf, pour le voir sortir entouré de sa membrane vitelline.

§ 2. — LARVE PRIMAIRE, OU STADE I

Morphologie.

La larve primaire de *Pollenia* (fig. 20, pl. VI), telle qu'on la trouve dans la cavité générale de son hôte, est très petite, elle a 1 mm. 2 à 1 mm. 6 de longueur sur 0,2 mm. à 0,4 mm. de largeur. Son corps est composé d'une petite tête (ou pseudocephalon) charnue, de trois segments thoraciques et de huit segments abdominaux. La peau de la larve est très mince, incolore, et, grâce au faible développement du tissu adipeux, on peut facilement par transparence étudier toute l'anatomie.

Tête. — La tête de la larve est très petite (fig. 30, pl. VII), et, comme chez toutes les larves cycloraphes, elle est divisée, par une dépression médio-ventrale, en deux parties symétriques; chacune se termine par un complexe antenno-maxillaire (*a. m.*). Au fond de cette dépression, et plus près du bord postérieur de la tête, s'ouvre la bouche de la larve, limitée, à droite et à gauche, par une pièce chitineuse dentée; entre celles-ci se dresse un fort crochet médian de l'armature buccale.

Le complexe antenno-maxillaire, comme le nom l'indique, est formé de deux organes sensoriels distincts: antenne proprement dite *a* et palpe maxillaire *m*. L'antenne, qui occupe une position latéro-dorsale par rapport au palpe maxillaire, a la forme d'une petite cloche transparente (fig. 29, pl. VII), renversée (*m*) et collée par son bord sur la peau de la tête. Tout près de sa base,

sa paroi interne présente une sorte de bourrelet circulaire, recourbé en arrière (*n*). D'un point externe de sa base, on voit sortir un petit bâtonnet chitineux, présentant, à son extrémité libre, des épaississements caractéristiques, qui s'enfoncent, à la manière d'une racine *r*, dans la partie molle sous-jacente. Cette dernière n'est autre chose qu'un bulbe nerveux, formé de cellules ganglionnaires et sensibles et qui est réuni au ganglion cérébroïde par un gros tronc nerveux. On voit, à côté de ce bulbe, des organes chordotonaux et j'ai vu, dans le bulbe même, des corps tout à fait analogues aux corps scolopaux des organes chordotonaux.

Le palpe maxillaire (*m* fig. 30, pl. VII) est plus grand que l'antenne. C'est une sorte de proéminence, qui se termine par un grand nombre de papilles sensibles de formes différentes. Le palpe tout entier est entouré de plusieurs replis chitineux concentriques, entre lesquels et sur lesquels on trouve quelques organes sensibles en forme de petits cercles. A la base du palpe, aboutit aussi un rameau nerveux, formant une sorte de bulbe analogue au précédent, mais ce nerf prend son origine dans le bord antérieur de la masse nerveuse ventrale, c'est-à-dire dans le ganglion sous-œsophagien.

Ventralement par rapport au palpe maxillaire, et à côté de la baguette chitineuse dentée qui borde la bouche de chaque côté de la tête, se trouve une vésicule assez saillante, surmontée de quatre papilles sensibles (*c*). A sa base, on voit un renflement ganglionnaire, auquel aboutit un rameau nerveux qui se détache du nerf du palpe maxillaire.

Sur le bord postérieur de la bouche, et rapproché de la ligne médiane, se trouve encore une paire de papilles sensibles.

On peut trouver sur la tête d'autres organes sensoriels, mais comme nous le verrons plus loin, d'une moindre importance, étant donné qu'ils changent d'une espèce à l'autre.

A la limite de la tête et du premier segment thoracique, se trouvent plusieurs rangées de crochets, dont le nombre diminue, à mesure qu'on s'éloigne de la ligne médio-ventrale.

La tête peut s'invaginer complètement dans le premier segment thoracique, ne laissant sortir que l'antenne et palpe maxillaire.

Segments thoraciques. — Les segments thoraciques présen-

tent, tout autour de leurs bords antérieur et postérieur, une série de crochets, dont le nombre des rangées augmente à mesure qu'on s'approche de la ligne médiane dorsale. Le deuxième et le troisième segments thoraciques présentent, en outre, sur leur bord antérieur ventral, quelques grands crochets aplatis latéralement et recourbés en arrière.

Chaque segment thoracique présente un certain nombre d'organes sensoriels, dont la plupart sont en forme de petits cercles. Ces derniers (fig. 46, pl. IX) sont plutôt de petites dépressions chitineuses, dont le fond est fermé par une très mince membrane chitineuse, au-dessous de laquelle se trouve un canalicule, qui traverse la chitine de la peau, arrive jusqu'à l'hypoderme et reçoit à sa base un rameau nerveux. Dans la lumière du canal, on voit souvent des petites granulations résistantes. La disposition des organes



Fig. V. — Organes sensoriels de la face ventrale des segments thoraciques.
d organes sensitifs vestigiaux des pattes (pour les autres voir le texte).

sensoriels sur la peau de la larve est constante pour toutes les larves de *Pollenia* et peut être représentée par une formule analogue à celle que nous avons déjà donnée pour les larves du *Phora*. Mais, comme les éléments sensitifs sont ici particulièrement petits et que le matériel dont je disposais devait être utilisé pour l'étude de plusieurs autres questions, je me bornerai à signaler une formation sensorielle particulièrement intéressante, en forme de bouquet de trois soies. Chaque segment thoracique possède deux de ces bouquets, un du côté pleural gauche, l'autre du côté pleural droit (*d*, fig. V). Cet organe sensitif est homologue à la formation correspondante des Phorides et existe chez toutes les autres larves de Diptères ⁽¹⁾. Il est ici très petit et se trouve au sommet d'une proéminence délimitée du côté postérieur par un repli chitineux ; il est accompagné de trois formations sensibles en forme de cercles, dont une se trouve à droite, une à gauche et une en avant. Si on suit maintenant quelques formations sensibles en forme de cercle qui se trouvent à l'exté-

(1) Quant à la signification de cet organe, voir page 152 et suiv.

rieur de la saillie portant le bouquet *d*, on voit comme la figure V le montre, d'abord une papille simple surmontée d'un cercle (*m*), ensuite une papille triple (*n*), plus loin encore un complexe triple (*o*) et enfin un petit cercle sensitif (*p*).

Segments abdominaux. — Les segments abdominaux diffèrent peu des segments thoraciques. Les différents organes sensoriels qu'ils portent sont seulement en forme de cercle et les formations analogues à celles de *d* n'existent pas. Mais ce qui rend facile la délimitation entre le thorax et l'abdomen, c'est la présence, sur la face ventrale de ces segments, de deux rangées de grands crochets aplatis latéralement (fig. 20, pl. VI). Une de ces rangées se trouve sur le bord antérieur du segment et ces crochets sont recourbés en arrière ; une autre rangée se trouve sur le bord

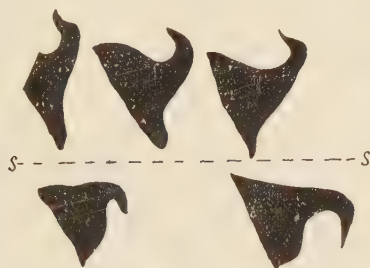


Fig. VI. — Crochets chitineux de la face ventrale des segments abdominaux :
SS ligne de séparation entre les segments.

postérieur de chaque segment et les crochets sont recourbés en avant. Une ligne de séparation (ss fig. VI) de deux segments voisins est donc bordée, de part et d'autre, par une rangée de crochets à orientation inverse. Il en résulte que, pendant la contraction de la larve, les crochets des deux rangées respectives s'engrènent entre eux. Les rangées de grands crochets ne dépassent pas les flancs latéraux de la larve, sauf celle qui se trouve sur le bord postérieur de l'avant-dernier segment et qui fait le tour complet du segment.

En arrière de la rangée des grands crochets, se trouvent plusieurs rangées de petits crochets ordinaires, qui se continuent avec les crochets analogues qu'on trouve sur le côté de la larve et sa face dorsale.

Le dernier segment abdominal diffère des autres segments par sa forme tronquée en arrière, laprésence des stigmates postérieurs, de l'anus, et d'une unique rangée antérieure de grands crochets. L'anus se trouve au sommet d'une proéminence, sorte de rectum dévaginé, très fréquent chez les larves de Diptères. A droite et à gauche de l'anus, on trouve une double papille sensitive et une série de crochets disséminés sans ordre.

Les organes sensoriels de ce segment se trouvent au sommet de petites papilles, dont la disposition et le nombre restent les mêmes pendant toute la vie larvaire et que nous étudierons au stade III où leurs dimensions plus grandes facilitent beaucoup l'étude.

Anatomie.

Armature bucco-pharyngienne. — Comme chez toutes les larves de Diptères cycloraphes, il existe ici tout un appareil chitineux continu, qui constitue l'ensemble des pièces buccales et du pharynx suceur. A ce stade, il est formé (fig. 36, pl. VIII) de deux parties principales : 1) partie pharyngienne ou basilaire A et B ; 2) partie buccale, composée de différentes pièces qui entourent la bouche. La pièce basilaire ou pharyngienne, appelée aussi céphalo-pharynx, a ici la forme d'un 4 renversé. Mais, on le sait, le pharynx est réduit en une fente étroite, qui existe entre la face ventrale (A) de la pièce basilaire fortement chitinisée et une mince membrane qui continue le plancher de la bouche et descend parallèlement à la paroi A constituant ainsi la paroi dorsale du pharynx. Les deux expansions symétriques B de la pièce basilaire ne sont que des renforcements chitineux locaux d'une invagination frontale, dont les parois se sont soudées entre elles et avec le pharynx. Elles forment ainsi une plaque, sur la face ventrale de laquelle s'attachent l'une des extrémités des muscles, dont l'autre extrémité se fixe sur la face dorsale du pharynx. Ces muscles dilateurs du pharynx, dont la surface de fixation sur le pharynx est plus grande que celle sur la plaque frontale, s'épanouissent donc en éventail à partir de ce dernier. Et c'est par le fonctionnement de la paroi dorsale du pharynx, mis en mouvement par ce muscle, que la larve absorbe les substances nutritives. La structure du

pharynx reste la même jusqu'au stade III; nous nous rendrons encore mieux compte de sa constitution lorsque nous étudierons quelques coupes du pharynx au stade III.

La portion antérieure *H* de la pièce basilaire reçoit sur sa face ventrale le canal (*S*) de la glande salivaire et, plus en avant, on voit une petite pièce chitineuse (*d*) se terminant par un cercle coupé en 4 quadrants par deux filaments chitineux entrecroisés. Au niveau de la bouche de la larve, existent 3 sortes de pièces articulées avec la partie terminale (*H*) de la pièce basilaire. Deux de ces pièces sont paires (*e* et *f*) et la troisième médiane et impaire (*g*). Les pièces *e* sont en forme de poche, dont l'extrémité postérieure arrondie est recourbée dorsalement; cette dernière est plus fortement chitinisée et présente, en outre, une petite tache blanche, donnant l'impression d'un trou ou tout au moins d'une surface de faible chitinisation. Chacune de ces pièces est articulée par sa surface antérieure avec une pièce allongée (*f*), sorte de bâtonnet fortement chitinisé, qui limite, à droite et à gauche, la bouche de la larve, donnant tout à fait l'impression de deux lèvres latérales.

La face externe et latérale de chacune de ces deux pièces présente plusieurs dents recourbées en avant; c'est ce qui donne à la pièce l'aspect d'une petite brosse (fig. 39, pl. VIII). Entre ces deux paires de pièces (*e* et *f*), se trouve la pièce impaire et médiane (*g*), en forme de très grand et très fort crochet, large à sa base et effilé à son extrémité libre.

Les rapports entre ces trois sortes de pièces changent avec le mouvement de la tête (fig. VI). Quand la larve est immobile, la pièce impaire et médiane est rétractée et parallèle à l'axe du corps; la fente buccale, bordée par deux pièces *f* est presque fermée. Mais, avec les mouvements de la tête, le crochet médian peut produire des mouvements de haut en bas, restant toujours dans le plan vertical; il peut former ainsi un angle droit, voire un angle aigu avec la partie *H* de la pièce basilaire. Ces mouvements de haut en bas se produisent avec une grande force; ils permettent aux larves de déchirer leur kyste phagocytaire, de se frayer un chemin à travers les tissus de l'hôte, et de se blesser mutuellement. En comprimant la larve, on peut faire sortir le crochet jusqu'à sa base et ramener les deux pièces *f* en arrière. Ces deux pièces en brosse peuvent aussi s'accrocher avec leur

dent dans les tissus de l'hôte, qui sont attaqués par le crochet buccal médian.

Dès à présent, je dois faire remarquer que, si on fait une série de coupes transversales passant par les divers points du pharynx, on constate que la paroi ventrale de ce dernier est absolument lisse; en aucun point elle ne présente des saillies vers la lumière pharyngienne.

Par tout ce qui précède, on voit que l'armature buccopharyngienne de la larve primaire de

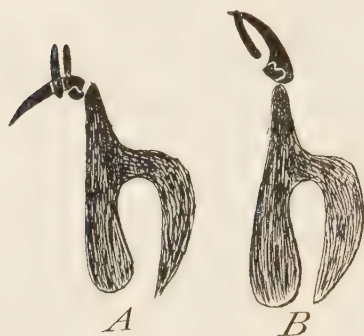


Fig. VII. — Armature bucco-pharyngienne de la larve primaire de *Pollenia rudis*. A armature buccale en action; B au repos. $\times 168$.

gienne de la larve primaire de *Pollenia* est très spécialisée, elle est aussi très différente de celles des deux stades suivants, ce qui n'a rien d'étonnant, vu la grande différence du comportement larvaire du stade I et des stades II et III. En effet, tandis qu'au stade I, la larve de *Pollenia* rompt le chorion de son œuf, pénètre dans le Ver (où elle est entourée par le kyste phagocytaire), se débarrasse vers le printemps des phagocytes, émigre à travers

9 à 14 segments, et se fait un trou respiratoire, aux stades suivants elle ne fait qu'exploiter le Ver, étant déjà « fixée ».

Mais ce qui est intéressant dans cette armature buccopharyngienne, ce n'est pas seulement la différence avec celles des stades suivants; en effet un bon nombre, pour ne pas dire la totalité des Diptères cyclorhaphes, présentent une structure particulière du stade I; mais c'est le fait que cette armature buccopharyngienne diffère beaucoup de celles de toutes les autres larves primaires décrites jusqu'à présent. Si on la compare avec les armatures buccales des larves primaires parasites des Arthropodes, telles qu'elles sont représentées par NIELSEN, PANTEL, THOMPSON, TÖLG et TOWNSEND, on voit que dans ces diverses larves entomobies, la pièce médiane perforatrice, est très courte et complètement soudée à la pièce basilaire; elle est, au contraire, très longue, articulée et très mobile chez la larve de *Pollenia*; tandis que l'armature buccopharyngienne des larves entomobies travaille en bloc, comme

une seule pièce, par la propulsion et la rotation de tout l'ensemble ⁽¹⁾, l'armature de *Pollenia* a deux mouvements distincts : la propulsion, par les muscles qui s'attachent sur la pièce basilaire et le mouvement du crochet médian de haut en bas et d'avant en arrière.

La seule armature buccopharyngienne que j'aie pu étudier et qui a une ressemblance frappante avec celle de *Pollenia*, c'est, comme nous le verrons plus loin, l'armature buccale de la larve primaire de *Megerlea*.

Tube digestif (fig. 27, pl. VII). — Au pharynx, fait suite l'œsophage qui commence dans le deuxième segment thoracique et forme, au niveau du dernier segment abdominal, la valvule œsophagienne appelée souvent estomac suceur (*Saugmagen*).

Ce dernier nom a été donné à cette portion du tube digestif, au moment où l'on ne connaissait pas la fonction du pharynx. On sait maintenant que le pharynx, dont la paroi dorsale est mise en mouvement par les muscles dilatateurs, fonctionne à la manière d'une pompe, qui aspire les éléments nutritifs et les refoule dans l'œsophage. Que la valvule œsophagienne ne soit pour rien dans la succion, il est facile de s'en assurer, rien qu'en étudiant sa structure ; les muscles de cet organe sont très peu nombreux ; par contre il est facile de voir, sur les coupes, de grandes cellules turgescentes à protoplasme vacuolaire. Ces cellules jouent le rôle d'obturateur élastique, qui maintient l'œsophage fermé, à l'endroit où ce dernier communique avec l'intestin moyen ; on peut comparer cette formation aux grandes cellules vacuolaires, décrites par PANTEL (1898) dans l'œsophage de *Thrixion halidayanum*.

Le liquide nutritif absorbé par le pharynx est refoulé par ce dernier dans l'œsophage et ensuite la valvule œsophagienne cède à la pression et laisse passer le liquide dans l'intestin moyen.

Au niveau où la valvule œsophagienne communique avec l'intestin moyen, on voit s'ouvrir dans ce dernier quatre cœcums digestifs assez courts. L'intestin moyen I, à ce stade, n'est pas très long. Il commence, comme nous l'avons déjà vu, dans le deuxième segment abdominal, il descend jusqu'au quatrième seg-

(1) Ceci est sûrement en rapport avec la structure chitineuse de la peau de leurs hôtes.

ment, remonte un peu, en faisant une courbe et descend de nouveau dans le cinquième segment. Dans ce dernier il fait une anse et descend jusqu'au bord postérieur du septième segment abdominal; il remonte encore une fois parallèlement à l'axe du corps, arrive presque à la limite du sixième et du cinquième segments et passe à l'intestin postérieur, qui se courbe, en faisant un angle aigu avec l'intestin moyen et descend vers la face ventrale du huitième segment abdominal, où il s'ouvre à l'extérieur et sa terminaison constitue l'anus. L'intestin postérieur est de calibre plus étroit que l'intestin moyen et, à leur limite, prennent naissance deux paires de tubes de Malpighi (*M*); la paire antérieure a ses deux branches un peu recourbées et arrive au troisième segment abdominal, tandis que la paire postérieure présente ses deux branches très recourbées et logées seulement dans les sixième et septième segments abdominaux.

Tissu adipeux. — La larve primaire de *Pollenia*, depuis le mois d'octobre jusqu'au stade de perforation, présente très peu de matières de réserve, ce qui prouve, une fois de plus, que, pendant toute cette longue période de sa vie, elle ne se nourrit pas. Les substances de réserve qu'elle possède s'accumulent sous forme de gouttelettes très réfringentes, se trouvant dans les cellules du tissu adipeux, qui est localisé, sous forme de trois masses. Une de celles-ci se trouve dans le troisième segment thoracique, entourant l'œsophage et deux autres sont allongées et se trouvent à droite et à gauche de la larve, s'étendant entre les deuxième et cinquième segments du corps. La disposition de ces trois masses de tissu adipeux peut-être vue sur la larve *V* de la figure 8, pl. III.

Système nerveux. — Comme chez toutes les larves de Diptères cyclorhaphes, le système nerveux est très condensé. Il se trouve ici dans les premier, deuxième et troisième segments abdominaux. Il est formé de deux ganglions cérébroïdes (*Cr.* fig. 27, pl. VII), grands et sphériques, qui se trouvent dans le 1^{er} segment abdominal et qui sont réunis par une commissure dorsale. Ils s'unissent aussi latéralement à la partie antérieure d'une grande masse ovoïde ventrale *V*, qui représente toute la partie du système nerveux correspondant à la chaîne ventrale des autres

insectes. De chacun des deux ganglions cérébroïdes, part un gros nerf, qui aboutit à la base de l'antenne du même côté, tandis que, du sommet de la masse nerveuse ventrale (partie qui correspond au ganglion sous-œsophagien) part une paire de nerfs qui arrive à la base des palpes maxillaires et qui donne en outre un rameau pour l'innervation de l'organe sensoriel *c* (fig. 30, pl. VII).

Comme organe des sens, en dehors de ce que nous avons déjà décrit, on trouve, dans le corps de la larve, comme d'ailleurs dans le corps de toutes les larves de Diptères cyclo- et orthorhaphes que j'ai pu observer, des organes chordotonaux, qui sont mono- ou tri-scolopaux (fig. 48, pl. IX). La structure de ces organes correspond bien à la description de GRABER (1882). Il est possible et même presque sûr que certaines papilles sensibles (*S* fig. 48 et fig. 47), en forme de cercles chitineux, correspondent à la terminaison d'un rameau nerveux en rapport immédiat avec un autre rameau qui forme les cellules ganglionnaires des organes chordotonaux (*Co* fig. 48). On voit un de ces cas représenté par la figure 48, pl. IX. Il s'agit ici de quelques rameaux nerveux se détachant d'un nerf commun; l'un aboutit à des cellules ganglionnaires de l'organe chordotonal, tandis que d'autres aboutissent à la base de papilles sensibles de la peau.

Appareil respiratoire. — La larve primaire de *Pollenia*, comme la plupart des larves de Diptères cyclorhaphes à ce stade, est métapneustique, c'est-à-dire qu'elle respire aux dépens d'une unique paire de stigmates, situés à la surface postérieure du dernier segment abdominal. Ce stigmate a la forme caractéristique du stade I; il est petit et découpé en forme de cœur. Il communique avec le tronc trachéen, par l'intermédiaire d'un tube, de couleur gris foncé, dont toute la lumière est comblée par des filaments chitineux enchevêtrés en tous sens, formant une sorte de tube feutré (fig. VIII et fig. 27, pl. VII), qui existe chez toutes les larves de Diptères sans exceptions et fait communiquer, chez toutes, la trachée avec le stigmate. Suivant toute la longueur de ce tube feutré (supérieure au tiers du dernier segment abdominal), une grande cellule (*g* fig. VIII) est appliquée contre lui. Le protoplasme de cette cellule est finement granuleux et renferme de petites gouttelettes réfringentes, disposées en chapelets parallèles à l'axe de la cellule. Ces gouttelettes, qui sont formées

d'une substance grasseuse, s'échappent à l'extérieur par un orifice qui se trouve dans la plaque stigmatique et enduit les stigmates, ce qui les rend imperméables à l'eau. Cette cellule glandulaire n'est autre chose que la glande péristigmatique, dont j'ai montré (1913*b*) l'existence générale chez les larves de Diptères.

Les deux troncs trachéens de la larve sont bien visibles par transparence (fig. 27, pl. VII), grâce à l'air qu'ils contiennent toujours. Ils commencent depuis le tube feutré, dans la moitié antérieure du huitième segment abdominal et se dirigent en

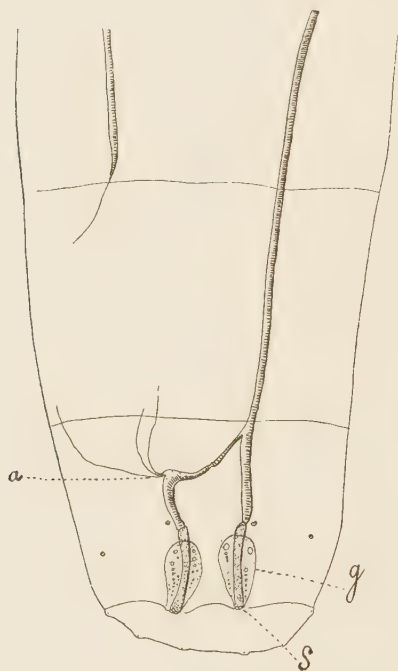


Fig. VIII. — Partie postérieure du corps de la larve primaire de *Pollenia*, montrant un cas d'anomalie de l'appareil respiratoire (discontinuité dans le tronc gauche en *a*); *g* glandes péristigmatiques; *s* stigmates.

avant, gardant toujours leur calibre initial; arrivés au segment thoracique III, leur diamètre commence à diminuer et, à la base ou au milieu du segment thoracique II, ils se recourbent l'un vers l'autre en formant un angle droit avec leur direction initiale et diminuent encore de diamètre pour ne plus former qu'une trachée étroite; ils se fusionnent, formant ainsi une commissure transversale antérieure.

Une autre commissure, qui réunit les deux troncs trachéens, se trouve presque à la limite des septième et huitième segments abdominaux. A l'endroit où prend naissance la commissure transversale antérieure, le tronc trachéen

donne un rameau, qui descend dans le premier segment abdominal et pénètre dans le ganglion cérébroïde, en y donnant toute une touffe des trachées capillaires. Tout à fait à la base du tronc trachéen, entre le tube feutré et la commissure trans-

versale postérieure, sort un mince rameau qui, faisant une anse, remonte et court tout le long du corps de la larve, parallèlement aux troncs trachéens et extérieurement par rapport à ces derniers. Dans chaque segment, se détache de chacun de ces deux troncs secondaires, une paire de trachées qui remonte et pénètre dans la masse nerveuse ventrale et s'y résorbe en un pinceau de petites trachéoles. La chaîne ventrale, qui est condensée chez les larves de Diptères cyclorhaphes, conserve sa disposition métamérique, non seulement en envoyant successivement une paire de nerfs dans chaque segment du corps, mais en recevant successivement de chacun de ces derniers une paire de rameaux trachéens, tout à fait à la manière des ganglions de la chaîne ventrale disjointe qu'on trouve généralement chez les Insectes ⁽¹⁾.

§ 3. — STADE II.

Morphologie.

Au moment où la larve de *Pollenia* vient de se débarrasser de la cuticule du stade I, elle est encore assez petite (fig. 21, pl. VI), et ne mesure que 2 mm. à 2 mm. 1/2 de longueur ; mais elle se nourrit activement et à la fin du stade II, elle atteint 5 mm. de long.

Par ces caractères morphologiques, ce stade diffère beaucoup du stade I et se rapproche plutôt du stade III.

Comme changement essentiel, il faut citer la transformation de l'armature buccale, l'apparition des stigmates prothoraciques, la modification des stigmates postérieurs et la disparition des grands crochets de la cuticule.

La tête diffère peu du stade précédent. Les antennes et les palpes maxillaires n'ont presque pas changé et, ce qui est important, leurs dimensions sont restées les mêmes qu'au stade précé-

(1) J'ai pu constater une fois, chez une larve extraite du cœlome de son hôte qu'un tronc trachéen (gauche) manquait dans le 7^e et le quart antérieur du 8^e segment abdominal. Le tronc trachéen s'effilait en une fine trachée, dès le sixième segment abdominal. Le tronçon postérieur de la trachée, qui est attaché au tube feutre était épaissi, retractoré, ce qui donnait à la commissure transversale postérieure une direction oblique. Ce tronc s'était probablement cassé par une cause mécanique quelconque. A part ce caractère, la larve avait un aspect tout à fait normal (fig. VIII).

dent. Le seul changement survenu dans la morphologie de la tête est dû à la modification de l'armature buccale. On ne voit plus, à ce stade, les deux baguettes en brosse, bordant latéralement la bouche, mais autour de la bouche, surtout rayonnant autour de la saillie postérieure de la pièce latérale mandibulaire, on voit des crochets chitineux, qui se prolongent par des crêtes sur la face ventrale de la tête.

Les segments thoraciques et abdominaux ne présentent plus de rangées de forts crochets ; ceux-ci sont remplacés par des formations courtes, larges, sortes de petites écailles, en nombre beaucoup plus restreint que les crochets du stade précédent. Seul, l'extrémité postérieure du corps présente, à ce stade, des crochets disposés en deux bandes transversales. La bande antérieure plus large se trouve tout à fait au bord postérieur de l'avant dernier segment et est formée de 5 ou 6 rangées de petits crochets serrés les uns contre les autres, avec les pointes dirigées en avant. La deuxième bande entoure le bord postérieur du dernier segment ; elle ne comprend que trois rangées de crochets et forme une ligne sinueuse, contournant en avant l'anus et tous les organes sensoriels qui se trouvent sur ce segment.

Anatomie.

Armature bucco-pharyngienne. — L'armature bucco-pharyngienne de la larve du stade II est très différente de celle du stade précédent (fig. 37, pl. VIII). Elle est deux fois plus grande que cette dernière ; la pièce basilaire est plus chitinisée et sa face ventrale est plus bombée. La partie dorsale de cette pièce présente un prolongement antérieur (*h*). A la pièce basilaire fait suite une pièce en H, dont les deux baguettes verticales sont articulées avec les bords de la plaque basilaire, tandis que la baguette transverse est recourbée, sa convexité étant ventrale. La pièce en H est articulée et non soudée avec la pièce basilaire ; en effet, on voit, entre ces deux pièces, une ligne incolore, qui indique bien leurs limites respectives. En avant de la pièce en H, se trouve une petite plaque chitineuse, de forme presque quadrangulaire, recourbée aussi parallèlement à la baguette transverse de la pièce en H ; cette plaque (*d*), une sorte de lèvre inférieure de la bouche, présente deux petites taches claires près de ses bords latéraux. Enfin, latéralement et en avant, la pièce en H est articulée avec

deux très grandes et très fortes pièces en forme de crochets. Ces crochets (*C*), appelés quelquefois, crochets mandibulaires, présentent trois pointes : deux ventrales et une dorsale. Du côté dorsal, le bord du crochet présente une échancrure munie de quelques petites dents. Ce crochet présente aussi une petite surface (*e*) non chitinisée, qui, sous forme d'une tache claire, se présente tout près de la base du crochet.

Appareil respiratoire. — Ainsi que je l'ai déjà dit plus haut, la respiration de la larve, au stade II, est amphipneustique. La larve présente, à ce stade, deux paires de stigmates : les stigmates prothoraciques qui se trouvent du côté latéro-dorsal du premier segment thoracique, au voisinage de son bord postérieur, et les stigmates abdominaux, sur la face postérieure du dernier segment du corps.

Les *stigmates prothoraciques* (fig. 34, pl. VII), tels qu'on les voit à l'extérieur, forment une saillie surmontée de quatre prolongements digitiformes, dont l'extrémité libre est tronquée et se présente sous forme d'un cercle, avec de petites baguettes rayonnantes à la périphérie. Le stigmate externe se prolonge à l'intérieur du corps, par une pièce feutrée (*I*), en forme de haltère, qui communique avec le tronc trachéen (*T*).

Les *stigmates postérieurs* (fig. 33, 35, pl. VII) sont très différents de ceux du stade précédent ; c'est une large plaque ronde, assez saillante, présentant deux dépressions stigmatiques. Chacune de ces dépressions est entourée par une saillie, sorte de muraille chitineuse elliptique, qui envoie vers l'intérieur des prolongements en forme de dents irrégulières se soudant, par endroits, au moyen de trabécules transversales. Vers le bord interne de la plaque stigmatique, on aperçoit encore une tache, indiquant le point de sortie de l'appareil trachéen du stade précédent ; — c'est la cicatrice externe (*Ci*).

Ces stigmates communiquent avec les troncs trachéens, par l'intermédiaire d'un tronçon feutré (*F* fig. 35) analogue à celui du stade précédent.

Les stigmates antérieurs, comme les postérieurs, présentent à ce stade aussi des glandes péristigmatiques, déversant leur sécrétion à l'extérieur par les petits orifices des plaques stigmatiques.

Quant aux autres organes, tout ce qu'on peut dire, est qu'ils ont grossi beaucoup, par l'augmentation du volume de leurs cellules et non par une multiplication de ces dernières.

L'intestin s'est allongé beaucoup, surtout dans sa partie moyenne, dont le trajet est devenu par suite plus sinueux et plus compliqué à suivre.

Le tissu adipeux s'est bourré de réserves et la larve a perdu beaucoup de sa transparence.

§ 4 — STADE III.

Quand la larve de *Pollenia* arrive à atteindre 5 à 6 mm. de longueur elle subit une seconde mue et passe au III^e et dernier stade (fig. 22, pl. VI). Ce stade se caractérise biologiquement par une très grande activité nutritive ; la larve devient franchement carnivore et détruit avec rapidité le corps de son hôte. Du Ver qui, au commencement de ce stade, présentait encore presque tous ses segments, il ne reste à la fin que quelques segments postérieurs, et encore pas toujours, parce que parfois la larve arrive à peine à atteindre sa taille définitive après avoir complètement détruit le corps de son hôte. Toute cette phase de destruction ne dure pas plus que 8 à 10 jours et, pendant ce court laps de temps, la larve grossit rapidement, de façon qu'à la fin de ce stade, elle atteint 12 mm. de longueur.

Morphologie.

Le tissu adipeux, très développé, se bourre de matières de réserves, de façon que la larve perd complètement le peu de transparence qu'elle possédait encore au stade précédent. Le corps est maintenant de couleur blanche, sauf la ligne médiodorsale qui est translucide, grâce au cœur qui, directement appliqué sous la peau, repousse de deux côtés les masses laiteuses du tissu adipeux. Les limites entre les segments s'effacent, le corps se couvre de bosselures rétractiles qui changent constamment de forme et de disposition.

A ce stade, le corps est presque complètement dépourvu d'accidents chitineux : les seuls endroits où les crochets persistent sont la limite entre la tête et le premier segment thoracique et le der-

nier segment abdominal. Les crochets de ce dernier segment ont la même forme et la même disposition qu'au stade précédent, avec la seule différence qu'ils sont plus serrés les uns contre les autres et moins foncés.

Ce segment présente les stigmates, l'anus et huit paires de papilles sensibles entourées par des rangées sinueuses de petits crochets. La figure IX, mieux qu'une longue description,

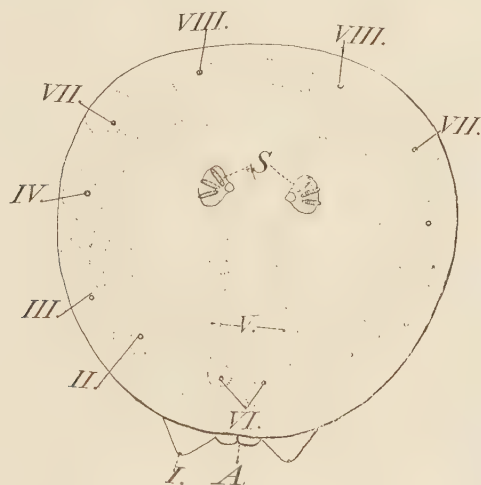


Fig. IX. — Extrémité postérieure de la larve de *Pollenia* au stade III, montrant les stigmates *S*, l'anus *A* et les 8 paires d'organes sensoriels entourés de crochets (de I à VIII).

permet de se rendre compte des rapports entre ces différents organes du dernier segment.

Chacune des papilles sensibles de ce segment (fig. 27, pl. VII) se présente sous forme d'une saillie, au sommet de laquelle se trouve une petite dépression tubuliforme (*Ss*). Un rameau nerveux (*n*) se dirige vers chaque papille, formant à sa base une sorte de bulbe nerveux. Le sommet de la papille est entouré par une couronne de crochets analogues à ceux qu'on trouve généralement sur le dernier segment, à la base de ces mêmes papilles.

Tête. — La tête de la larve garde la forme qu'elle avait déjà au stade précédent, seulement avec accentuation de certains

caractères. Les antennes, en forme de petites cloches renversées, se trouvent au sommet d'une petite élévation cylindrique. Les palpes maxillaires se trouvent aussi sur une saillie cylindrique, analogue à la précédente, mais la base de cette dernière est ici entourée par une série de cercles chitineux concentriques. L'un de ces anneaux, le plus rapproché de la base du cylindre, présente une forte papille sensitive. Ventralement et plus rapprochée de la ligne médiane, se trouve, de chaque côté de la bouche, une papille *c* —, organe sensitif constant chez les larves de Diptères cyclorhaphes. A droite et à gauche du sillon médioventral, on voit, sur la face de la tête, des sillons chitineux ou plutôt de vrais replis parallèles entre eux. Ils commencent dans l'angle postérieur de la dépression buccale, — se dirigent en avant, se recourbent vers l'extérieur et, ayant pris la direction transversale, se morcellent en larges plaques chitineuses, dont le bord postérieur est saillant. De chaque côté du sillon, on voit les extrémités libres des crochets latéraux de l'armature buccale, qui, par leur couleur noire, tranchent bien sur le reste de la tête.

A la limite entre la tête et le premier segment thoracique, se trouvent plusieurs rangées de petits crochets noirs, à pointe dirigée en arrière.

Anatomie.

Armature bucco-pharyngienne (fig. 38, pl. VIII). — L'armature bucco-pharyngienne de la larve à ce stade est construite sur le même plan que celle du stade précédent. La pièce basilaire est plus allongée et elle présente une paire de prolongements dorsaux *i* qui manquaient au stade II. La pièce intermédiaire, ou en II, est nettement séparée de la pièce basilaire. Ces deux pièces sont réunies par une mince membrane d'articulation, qui est incolore. La pièce *d* est en forme de fer à cheval, dont la convexité est dirigée en avant. Les crochets latéraux sont très grands; tandis que leur partie antérieure est comprimée dorso-ventralement, leur partie postérieure est comprimée latéralement.

A ce stade, l'armature bucco-pharyngienne est quatre fois plus grande que celle du stade précédent, mais les diverses pièces qui la composent ne se sont pas accrues proportionnellement; ainsi,

tandis que la pièce basilaire s'est accrue trois fois et demi par rapport à celle du stade précédent, et la pièce intermédiaire trois fois, les crochets latéraux ont acquis six fois la longueur de ces crochets du stade II. Quand on compare les armatures bucco-pharyngiennes des stades III et II, on est frappé par la différence dans les proportions mutuelles des pièces qui les composent. En effet, tandis que le rapport entre les pièces basilaires et les crochets est 6 à 5 au stade III elle est de 2 à 1 (soit 10 à 5) au stade II.

En suivant de plus près la mue qui sépare le stade II et III, j'ai pu étudier quelques détails dans la formation de l'armature buccale du dernier stade. Le moment de la mue est, comme nous avons vu, le moment critique pour la vie larvaire; c'est pendant la mue, et surtout pendant celle qui sépare les stades II et III, qu'on peut compter le plus grand nombre de cas de larves expulsées hors de l'hôte. L'aspect le plus caractéristique de ces dernières est représenté par la figure 41, pl. VIII; on voit ici une larve, possédant tous les caractères de l'armature bucco-pharyngienne du stade II (A), mais ayant, en plus, deux énormes crochets (C) enchassés profondément dans le corps de la larve; ces crochets sont d'abord fortement chitinisés à leur extrémité libre et sans limite nette à leur point d'insertion; quand ils sont déjà bien formés, c'est-à-dire bien délimités à leur extrémité postérieure, ils sont presque aussi grands que toute l'armature bucco-pharyngienne du stade précédent.

A ce moment le reste de cette armature du stade III est encore invisible, ni sur les larves vivantes ni sur les préparations *in toto*, mais il suffit d'étudier les coupes de la larve à ce stade, pour constater que tout le reste de l'armature bucco-pharyngienne du stade III est complètement formé, ainsi que tous les autres



Fig. X. — Armature bucco-pharyngienne de la larve de *Pollenia*, immédiatement après la 2^e mue, avant la chitïnisation complète de cet organe. $\times 80$.

organes chitineux, comme l'appareil trachéen, les stigmates, etc. .

Comme nous l'avons vu plus haut (p. 56), la plaque pharyngienne ou basilaire, qui fait avec le pharynx un ensemble, se recourbe sur ce dernier, formant ainsi une cavité supracœsophagienne, qui n'est autre chose qu'une partie de l'hémocoële emprisonnée. Nous savons d'autre part que cette plaque provient d'un sac frontal, dorsal par rapport au pharynx proprement dit et dont les parois se sont soudées entre elles et avec le pharynx, formant ainsi une solide charpente d'attache des muscles dilatateurs du pharynx (*m* fig. XI et *M* fig. 44, 45, pl. IX).

Pendant la mue, comme les figures 44 et 45, pl. IX le montrent, l'hypoderme (*hp*) se détache de l'ancienne armature buccale (*A*), sur toute sa longueur et sécrète une chitine nouvelle (*U*). La lumière du pharynx (*R*) est en ce moment très vaste et en forme d'U, délimitée par de la chitine très transparente et à peine colorable; l'ancienne armature bucco-pharyngienne flotte maintenant dans la vaste cavité pharyngienne nouvellement formée. Une série de coupes transversales, passant par l'armature bucco-pharyngienne et suivies d'avant en arrière, donne bien l'idée des rapports entre les deux armatures pharyngiennes. On voit sur ces coupes que la chitine nouvellement formée du feuillet externe (*U*) est plus épaisse et sécrétée par des cellules hypodermiques (*R*) plus hautes que celles du feuillet interne. On peut voir aussi que la large lumière pharyngienne ne correspond pas seulement au pharynx, mais aussi en partie à la lumière du sac frontal, incomplètement fermé et qui se reforme, en tant que *sac*, à chaque mue larvaire.

En avant du sac frontal, on voit, en un endroit (fig. 42, pl. IX), se former une invagination de l'hypoderme, entraînant avec elle la cuticule, dont les deux lèvres se soudent; à mesure qu'on s'avance dans la série des coupes (c'est-à-dire à mesure qu'on s'approche vers l'extrémité antérieure de la tête), on voit cette invagination, toujours formée de deux feuillets chitineux accolés, se recourber (côté gauche de la fig. 42) et se fermer sur elle-même (côté droit de la fig. 42, pl. IX). A ce niveau, on remarque deux énormes cellules hypodermiques, dont chacune est munie d'un énorme noyau (*E*); elles envoient leurs prolongements protoplasmiques dans la cupule d'invagination. Ces deux grandes cellules sont justement l'origine d'un des deux

énormes crochets latéraux de l'armature buccale larvaire.

En suivant une série de coupes se dirigeant toujours vers l'avant, la plaque chitineuse se dédouble (*f* et *c* fig. 42), en deux feuillets qui s'écartent. Le feuillet chitineux interne (*c*), qui, en coupe transversale, a la forme d'un cercle dont l'intérieur est occupée par prolongements protoplasmiques des deux cellules géantes (*E*) est la paroi du crochet latéral (mandibulaire). Le feuillet externe (*f*) n'est autre chose que le fourreau bien connu de ce crochet latéral et il est partout tapissé par une couche hypodermique sous-jacente. Les coupes, qui passent en avant, montrent la présence d'un pédicule chitineux, réunissant le feuillet du fourreau à la couche chitineuse de la tête; ce pédicule chitineux est, de deux côtés, tapissé par l'hypoderme, ce qui montre qu'il est formé par la coalescence de deux feuillets chitineux; et, en effet, des coupes, qui passent encore plus en avant, montrent que ces deux feuillets se séparent et une large fente réunit la cavité du fourreau (*F*) avec l'extérieur.

Le fait qui est intéressant à retenir est que le crochet latéral (mandibulaire) (*C*) de la larve n'a pas une lumière propre; toute sa cavité est remplie par le protoplasme de ces deux cellules géantes, qui, chose remarquable, ne se fusionnent jamais, mais montrent une limite nette représentée par une ligne sinueuse et dentée (*e* fig. 43, pl.)

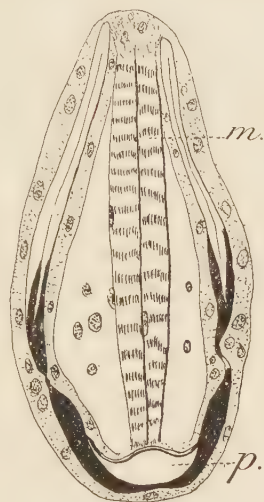


Fig. XI. — Coupe transversale du pharynx de la larve de *Pollenia*: *p* pharynx; *m* muscles dilateurs du pharynx.

Appareil respiratoire. — Dans l'ensemble de l'appareil respiratoire, les modifications essentielles portent seulement sur la structure des stigmates.

Les *stigmates antérieurs* (fig. 31, pl. VII) de ce stade présentent la même forme générale que ceux du stade précédent, mais ils sont beaucoup plus grands que ces derniers. La partie qui fait saillie au dehors est aussi divisée en quatre processus digi-

tiformes, tronqués à leurs extrémités libres ; quant à la chambre feutrée (*F*), elle est très élargie à sa base et on voit nettement une cupule d'invagination, qui représente la cicatrice interne (*Cl*).

Les *stigmates postérieurs* (fig. 32, pl. VII) diffèrent de ceux du stade précédent en ce qu'au lieu d'avoir deux fentes stigmatiques, ils en présentent trois et ces dernières, comme au stade II, convergent vers une tache, qui est la cicatrice externe (point de sortie des stigmates du stade précédent). Les périthrèmes envoient des prolongements chitineux, en forme de dents vers la lumière de chaque fente, mais il n'existe plus de trabécules transversales. On voit aussi sur chaque plaque stigmatique des dépressions (*O*), dont la première se trouve sur la face dorsale de la muraille de la 1^{re} fente stigmatique, la deuxième à côté de la pointe externe de la deuxième fente et la troisième dans un pli entre la 2^e et 3^e fentes stigmatiques. Ces dépressions sont probablement les endroits où débouchent les canaux des cellules glandulaires péri-stigmatiques.

§ 5. — LE PUPARIUM ET LA NYMPHE.

La nymphe de *Pollenia*, comme celle de tous les autres Diptères cyclorhaphes, se développe dans la dernière cuticule larvaire préalablement modifiée et qui constitue ce qu'on appelle le puparium.

Voici comment elle se forme : la larve, une fois arrivée au terme de sa croissance, se détache des restes de son hôte, s'enfonce dans la terre, rétracte sa tête, son extrémité postérieure et les mamelons de son corps ; la peau est devenue ainsi complètement lisse et la chitine commence à durcir et à changer de couleur. Le puparium est ainsi presque formé, mais il est encore blanc jaunâtre ; peu à peu il brunit et arrive enfin à prendre la couleur brune, caractéristique d'un grand nombre de pupariums de Muscides. Le puparium complètement formé montre bien les lignes de séparations entre les segments (fig. 24, pl. VI) ; on peut compter facilement onze segments, dont le premier porte latéralement, et presque à la limite avec le II^e segment, une paire des saillies latérales qui sont les stigmates prothoraciques larvaires, racornis, mais bien reconnaissables ; le dernier seg-

ment porte ventralement une tache qui est l'anus et deux plaques stigmatiques. A mesure que le puparium brunit, tout son intérieur se détache de lui, par une vraie mue, formant ainsi la nymphe, qui, à mesure qu'elle se forme, dévagine ses disques imaginaires. La formation de la nymphe, à l'intérieur du puparium, peut être constatée, sans qu'on ait recours à la dissection; elle se traduit en effet par deux phénomènes importants :

1) Déploiement de l'armature bucco-pharyngienne de la larve, sous la cuticule du puparium.

2) Sortie des cornes prothoraciques de la nymphe.

1. Déploiement de l'armature bucco-pharyngienne de la larve. — Si on regarde la partie antérieure d'un puparium, âgé déjà de plusieurs jours, on voit par transparence l'armature buccale de la larve déployée et appliquée directement contre la face interne de sa peau. La pièce pharyngienne ou basilaire a ses deux plaques latérales scindées et détachées dorsalement et étalées suivant le plan ventral (*B* fig. 24, pl. VI); ceci donne à cette pièce l'aspect bien caractéristique représenté par la figure 40, pl. VIII. J'ai dit plus haut que ceci est visible sur une pupa âgée de plusieurs jours; en effet, les pupes observées pendant les trois premiers jours de la nymphose ne montrent rien de pareil; c'est seulement le 4^e ou le 5^e jour de la nymphose que cette plaque basilaire devient visible.

Il est à remarquer que tous les Diptères cyclorhaphes ne présentent pas le même phénomène. Généralement l'armature buccale apparaît quelques jours après la nymphose; mais elle n'est pas étalée sur sa face ventrale; elle est généralement vue de profil, du côté droit ou gauche et elle est même comprimée dans ce sens.

Cette particularité des *Pollenia* facilite beaucoup la détermination et la recherche de leurs pupes dans la terre. Il suffit en effet de prendre toutes les pupes qu'on trouve dans la terre, ou entre les racines du gazon, de mouiller avec le doigt leur extrémité antérieure et, si la pupa est déjà âgée de quelques jours (4 ou 5), on peut, même sans loupe, se rendre compte s'il s'agit d'une *Pollenia* ou non.

Il est vrai, d'autre part, que les pupes des Agromyzines et celles de *Hydrellia* (*Ephydrine*), comme j'ai pu le voir à plu-

sieurs reprises, ont aussi leur armature bucco-pharyngienne déployée ventralement ; mais ces pupes sont tellement différentes, tant par leur forme et leurs dimensions, que par l'endroit ⁽¹⁾ où elles se trouvent, qu'il n'y a pas moyen de se tromper. Quant à la cause de ce déploiement, elle est incontestablement d'ordre purement mécanique. L'armature buccale de ces larves (*Pollenia*, Agromyzines, *Hydrellia*) doit avoir la chitine dorsale très peu résistante ; et elle casse, soit sous la pression due à la dévagination des disques imaginaires de la nymphe (dévagination qui se produit dans l'espace suprapharyngien), soit par la simple élasticité de la plaque basale, qui, chez la larve, étant tenue par les parties molles (hypoderme et muscle), se détend, comme un ressort, une fois que ces parties molles sont détachées.

2. Sortie des cornes prothoraciques. — En même temps que l'on voit apparaître l'armature bucco-pharyngienne déployée, on voit sortir, de chaque côté du premier segment abdominal, une petite corne prothoracique de la nymphe.

Ces cornes, telles qu'on les voit sur la nymphe extraite du puparium, ont une structure analogue à celles de *Calliphora*, *Sarcophaga* et *Phorocera*, décrites par DE MEIJERE (1900). Comme la figure 25, pl. VI, le montre, elles sont composées d'un long tube feutré (*f*), recourbé à angle droit, dont la partie postérieure communique avec le tronc trachéen et dont la partie antérieure pénètre, en s'amincissant, dans la lumière de la corne, formée par la peau de la nymphe, constituant, à l'intérieur de ce tube, la corne respiratoire proprement dite (*Cr*). A l'extrémité libre de la corne, on voit une série de petites dépressions, qui sont les stigmates élémentaires punctiformes. A l'endroit où la chambre feutrée se recourbe, et du côté convexe de la courbure, on voit une paire de saillies couvertes aussi de stigmates punctiformes : ce sont les stigmates internes (*Si*) des cornes. Enfin, un filament (*F*), dit filament cicatriciel (*Narbenstrang* de DE MEIJERE), réunit la base du tube feutré à la peau nymphale.

Quant à la sortie des cornes prothoraciques, je peux dire seulement qu'elle est très rapide et se produit probablement de la

⁽¹⁾ *Hydrellia* est parasite des *Potamogeton crispus* ou *Hydrocharis morsus rana* et elle se nymphose dans la parenchyme des feuilles.

même façon que chez les Phorides, où j'ai pu la suivre avec beaucoup de détails (1911). Ici, comme chez les Phorides, les cornes se forment plus en avant que les deux taches translucides du puparium, indiquant un endroit de moindre résistance; et c'est la contraction de la nymphe qui amène les extrémités de ces cornes, juste en face de ces taches, qu'elles perforent pour faire saillie au dehors.

Je n'ai pas rencontré, chez *Pollenia*, d'anomalies de sortie des cornes, dans le genre de celles que DE MEIJERE a observées chez les Lonchoptérides et que j'ai trouvées chez les Phorides. Par contre, j'ai trouvé chez une nymphe de *Pollenia* une vraie anomalie de constitution de ces cornes.

Cette nymphe présentait la corne d'un côté normale (fig. 25, pl. VI), tandis que la corne de l'autre côté était double. Comme la figure 26 le montre, le dédoublement porte seulement sur la corne (*Cr*) proprement dite et la partie du tube feutré située entre la base de la corne et les stigmates internes (*Si*); cette partie est devenue aussi plus large et plus courte que dans les cornes normales.

Pour que cette anomalie apparaisse, il faut supposer la préexistence de l'anomalie dans les disques imaginaires de la larve. Il était naturellement intéressant de savoir si, à l'anomalie des cornes correspond, sur le puparium, une anomalie des orifices par où elles sortent. Malheureusement cette partie du puparium avait été endommagée pendant l'éclosion de l'insecte, j'ai pu seulement remarquer que l'orifice de sortie de cette corne double était plus grand que dans le cas normal, mais on peut supposer encore que la tache de faible résistance, d'abord normale, avait été simplement élargie par le passage d'une masse plus volumineuse.

§ 6. — ECLOSION.

Comme chez la plupart des Muscides, l'éclosion se produit suivant deux plans perpendiculaires : l'un qui passe transversalement en arrière du III^e segment thoracique, et l'autre frontalement, suivant le grand axe du puparium et les côtes droite et gauche.

CHAPITRE V

PARASITISME DE LARVES DE *POLLENIA RUDIS*
DANS UN AUTRE OLIGOCHÈTE

Les cas de parasitisme d'Oligochètes par les larves de Diptères ne sont limités, ni à l'espèce de Ver, *Allolobophora chlorotica*, ni au jardin du laboratoire d'Evolution, ni, comme nous le verrons plus loin, au genre *Pollenia*. En effet, dans presque toutes les localités où j'ai pu recueillir les divers matériaux de mes recherches, une fois au moins, j'ai trouvé un Lombricide d'une espèce ou d'une autre parasité par une larve de Diptère.

Je ne m'arrêterai ici que sur le cas d'un autre Oligochète *Allolobophora* sp. parasité par la larve de *Pollenia rudis*.

Dans la terre très humide, recouverte d'une couche épaisse de feuilles mortes, environnant l'étang d'Ursine, à Chaville, j'ai trouvé vers la fin de juin, un grand nombre d'*Allolobophora rosea* Sav. accompagnés de larves de Tipulides. Quelques-uns de ces Vers étaient très peu mobiles et avaient l'aspect très malade. L'un d'eux renfermait une grosse larve de Diptère cyclorhappe, dont le corps, profondément enfoncé entre les segments génitaux et clitelliens du Ver, ne permettait de voir, à ce niveau, que l'extrémité postérieure de la larve. La larve ressemblait étonnamment à celle de *Pollenia rudis* au stade III.

N'ayant trouvé qu'une seule larve, je l'ai laissé se développer. Quelques jours après, elle s'est transformée en puppe tout à fait semblable à celle de *Pollenia rudis* ; un accident m'a privé de l'imaginaire qui en est sorti. Du reste, un autre individu, recueilli quelques temps après dans la même localité, m'a donné *Pollenia rudis*. Cette fois la larve était encore assez petite et comme je n'avais que des débris de son hôte, je l'ai transportée dans un *Allolobophora chlorotica*, préalablement disséqué, où elle a fini son cycle larvaire ; le 6 juillet elle s'est transformée en puppe qui, le 11 août, a donné l'insecte adulte.

N'ayant, en tout, observé que deux Vers parasités, il m'est presque impossible de préciser les rapports entre l'hôte et le

parasite ; pourtant le fait que, dans ces deux cas, l'extrémité postérieure de la larve sortait à l'extérieur, au niveau des segments génitaux, indique que la larve de *Pollenia*, dans certaines conditions, n'émigre pas vers le prostomium et pratique le soupirail respiratoire presque sur place à moins que le soupirail ne soit que secondaire, fait par la larve après son émigration du prostomium (où se trouve le soupirail primaire) vers les segments génitaux.

CHAPITRE VI

AUTRES LARVES DE DIPTÈRES PARASITES DANS LES OLIGOCHÈTES

1. — BIOLOGIE ET CYCLE ÉVOLUTIF D'*Onesia sepulchralis*

Pendant l'hiver de 1910, j'ai observé une autre espèce de Lombrics *Allolobophora foetida* EISEN. Ces Vers provenaient du fumier de Lapins se trouvant dans la fosse qui longe le mur extérieur du jardin du laboratoire. Un grand nombre d'entre eux renfermaient, dans leurs vésicules séminales, une ou plusieurs larves de Diptères (au maximum sept). Ces larves étaient incontestablement au stade I, caractérisé par leur petite taille, l'absence des stigmates prothoraciques, et la forme des stigmates postérieurs. Leur morphologie était très différente de celle des larves primaires de *Pollenia rudis*, et de tout autre Diptère connu. Il est remarquable que toutes ces larves primaires étaient mortes et phagocytées ; un kyste phagocytaire pouvait renfermer une ou deux de ces larves. J'ai soumis au triage tout le contenu du fumier où se trouvaient ces Vers parasités, sans que cela m'ait permis de trouver quoi que ce soit.

La découverte de cette larve que je désignerai, pour le moment, par la lettre A m'a suggéré l'idée de la rechercher dans les Vers se trouvant dans les différents fumiers et terreaux. J'ai trouvé dans le terreau du jardin de l'Ecole Normale supérieure de Paris, deux espèces de Vers, *Allolobophora foetida* et *Allolobophora caliginosa* Sav. ; tous les deux renfermaient en grand nombre la même larve primaire A. mais toujours phagocytée.

Les *All. caliginosa*, trouvés dans le terreau des champs d'expérience du Muséum d'Histoire Naturelle à Paris, présentaient encore la larve A et toujours phagocytée; de même les *All. foetida* et *A. caliginosa*, reçus de la Commanderie, aux environs d'Orléans, m'ont montré la présence de cette larve primaire, enfermée dans des kystes phagocytaires. Par contre, les *Allolobophora chlorotica* du jardin du laboratoire, suivis pendant les années 1908, 09, 10, 11 et 12, n'a jamais présenté de traces de cette larve A, quoique ce Ver fût le plus fréquemment et le plus assidument observé.

Depuis 1912, le fumier de Lapin a été supprimé dans le Jardin du laboratoire et, à sa place, on a mis des tas de feuilles et de plantes mortes qui, entremêlés de terre, formaient un vrai terreau, où j'ai vu apparaître l'*Al. caliginosa* avec la même larve A phagocytée.

En octobre 1913, examinant un petit tas de terreau de l'année précédente, j'ai trouvé plusieurs larves de Diptères cyclorhaphes ayant l'aspect de vrais asticots. Mais l'examen microscopique de ces larves m'ayant montré l'absence complète de côtes dans leur pharynx, j'ai eu l'idée que cette espèce devait être *biontophage*⁽¹⁾; en me basant sur des caractères dont nous parlerons plus loin, j'ai été amené à l'idée qu'il s'agissait d'une larve parasite et non d'une larve carnivore ou phytophage. Examinant, quelques jours après, le même tas de terreau, j'ai retrouvé encore la même larve libre et l'*Al. caliginosa*. Ces Vers étaient en petit nombre et présentaient le même aspect très malade. Leur corps était étranglé en plusieurs endroits et quelques Vers étaient même morcelés.

L'examen attentif de ces Vers montrait que l'extrémité antérieure de leur corps, plus large, plus lourde et plus rigide que le reste, renfermait une larve, dont le bout postérieur portant les stigmates, sortait de la bouche du Ver. La larve extraite était absolument identique à celles trouvées libres dans le terreau; celles-ci étaient au Stade III et, comparées aux larves de *Pollenia* du même stade, elles en différaient beaucoup. Je les désignerai pour le moment par la lettre B. Les *Al. caliginosa*, parasités par la larve B et mis en élevage m'ont montré la même évolution

(1) Voir page 118.

que les larves de *P. rudis*. Comme cette dernière, la larve *B* est d'abord recouverte par le tégument de son hôte, qui finit par se détruire et mettre progressivement à nu la larve (fig. XII) ; celle-ci ne resta finalement attachée aux Vers que par ses trois premiers segments. Ayant fini de manger, elle s'enfonça dans le terreau, mais je n'ai pas obtenu les pupes, toutes les larves étant mortes avant la nymphose, tuées par un champignon.

Vers la même époque, c'est-à-dire au mois d'octobre 1913, j'ai trouvé dans la terre du Jardin du laboratoire la même larve *B*, à l'état libre et dans *Al. chlorotica*, où depuis l'année 1908, je n'avais constaté aucun autre parasite que *Pollenia rudis*. De plus, c'est à cette époque que j'ai également constaté pour la première fois la présence de larves *A* dans les vésicules séminales d'*Al. chlorotica* ; les larves étaient tuées et phagocytées, mais à un état de désagrégation moins avancé que d'ordinaire, ce qui montrait que la mort ne remontait pas loin. L'élevage des larves vivantes *B* a échoué, dans ce cas, comme précédemment.

Etant donné que les larves *B* au stade III ont apparu chez les Vers qui présentaient généralement la larve primaire *A*, et que ces deux formes larvaires ont apparu brusquement et en même temps chez *Al. chlorotica* qui jusque-là n'en présentait aucune, il est tout naturel de supposer que les formes larvaires *A* et *B* sont les stades I et III du même cycle larvaire.

Le cas si fréquent de la mort de la larve *A* est peut-être, d'une part, l'indication de l'adaptation récente de cette forme à ce genre de vie ; d'autre part, ceci sem-

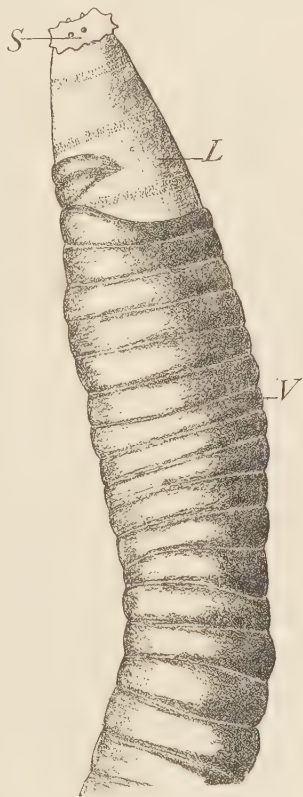


Fig. XII. — *Allolobophora caliginosa* Sav. parasité par la larve *B* : *L* la larve ; *V* le Ver ; *S* stigmates de la larve. $\times 40$.

ble montrer que le cycle évolutif de cette mouche, contrairement au cas de *Pollenia*, s'effectue pendant les mois de septembre, octobre, décembre, tandis que pendant tout le reste de l'année, on ne trouve dans les Vers que le déchet des parties avortées du cycle.

Pendant longtemps, je n'ai rien vu de plus sur ce nouveau Diptère parasite des Vers de terre. N'ayant pas obtenu l'adulte par élevage, j'ai fait de nombreuses études comparatives de la larve A avec un grand nombre de larves primaires, de différentes familles de Diptères, ayant l'espoir de tomber un jour sur une forme larvaire, sinon identique à la larve A, du moins donnant une indication sur le groupe auquel elle pouvait appartenir ; mais tous mes essais restaient vains.

Tout récemment, en disséquant une femelle, préalablement ramollie dans la potasse, de l'*Onesia sepulchralis*, appartenant à la collection entomologique de Cambridge, je fus frappé d'avoir extrait de l'abdomen de cette femelle un grand nombre de larves primaires. Je fus fort surpris, en les comparant à ma larve A, de constater qu'elles étaient en tous points identiques. Je peux donc dire maintenant que la larve A de mes élevages appartient à l'*Onesia sepulchralis*, ou à une autre espèce d'*Onesia*, comme *Onesia cognata*, si leurs larves sont semblables.

Examinons maintenant ce qu'on sait sur la biologie de cette mouche et sur le mode de vie et la morphologie de ses larves.

La mouche est connue depuis fort longtemps. Nous trouvons sa description chez MEIGEN, chez ZETTERSTEDT, chez GEOFROY, chez ROBINEAU-DESVOIDY et chez SCHIENER. Mais toutes les données que fournissent ces auteurs se ramènent à peu de chose. Ainsi, d'après GEOFROY, cette mouche est vivipare ; cela a été confirmé par ROBINEAU-DESVOIDY et par SCHIENER. Voici ce que nous trouvons dans « Fauna Austriaca » à propos d'*Onesia* : « Toutes sont, d'après l'observation de GEOFROY et de ROBINEAU-DESVOIDY, vivipares. Quant à l'*Onesia sepulchralis* j'ai constaté sa viviparité, par mes propres expériences. Les larves vivent au dépens de matière animale. On trouve ces mouches le plus souvent en grand nombre sur les routes et près des ruisseaux. *Onesia sepulchralis* ne manque presque nulle part. Elle visite volontiers les bourgeons et les fleurs et souvent je la trouvais sur le liquide sucré produit par certains Aphidiens ».

C'est là tout ce qu'on savait jusqu'à ces derniers temps sur la biologie de cette Mouche. Mais, tout récemment, en 1909, il est paru une note de PARVAY-VAJNA (1909), concernant la biologie larvaire de l'*Onesia cognata* ; elle nous apprend que les larves de cette mouche vivent en parasites sur les Oiseaux. Comme c'est l'unique document intéressant que nous possédions jusqu'à présent sur la biologie de cette mouche, document qui d'ailleurs est publié dans un recueil d'Ornithologie, je trouve utile de donner ici la traduction d'une partie de la note où il s'agit des observations personnelles de l'auteur.

« Au mois de juin 1907 à Olahlapad (Kom. Alsofcher) le long d'un étang, j'ai trouvé un nid de *Motacilla alba* avec quatre jeunes presque adultes, complètement couverts de plaies en forme d'entonnoir. Intéressé par ce fait extraordinaire, j'ai enlevé entièrement le contenu du nid de cet Oiseau, d'ailleurs très utile, pour bien examiner les plaies. Pendant l'examen que j'ai fait immédiatement sur place j'ai constaté que ces plaies étaient vides, à l'exception d'une seule. J'y ai trouvé une larve développée, que j'ai mise dans un flacon.

Tout de suite, j'ai examiné le nid, le sol au-dessous de celui-ci, de même les racines de cet arbrisseau ; mais mes recherches minutieuses pour trouver une pupa qui pourrait m'expliquer le phénomène ont été vaines. Me basant là-dessus, j'ai pu conclure sans me tromper, qu'au moment où les larves complètement développées commençaient à sortir, elles étaient enlevées par les Oiseaux parents ; dans ces conditions, elles ne pouvaient jamais se transformer en pupes ; car, si les larves avaient pu continuer leur développement, j'aurais dû trouver sans doute des pupes dans le nid, sur le sol, ou sur la plante.

La larve prélevée s'est transformée en pupa dans un espace de deux jours, et, 13 jours après, j'ai obtenu une Mouche parfaite qui était *Onesia cognata*.

Ainsi donc, j'ai pu établir, d'une façon nette cet ecto-parasite probablement inconnu de *Motacilla alba*, me trouvant même dans l'agréable possibilité d'observer sa façon de vivre et son développement. Le fait que les larves de la Mouche parasite se développent dans un espace de 7-10 jours, indique que l'*Onesia cognata* dépose ses œufs sur la peau nue des jeunes de *Motacilla alba*, en une fois ou à des intervalles très courts. Car,

parmi les plaies, il y en avait quelques-unes en voie de cicatrisation. Les plumes avoisinantes qui étaient agglutinées par le pus et le sang soulevaient les bords des plaies en leur donnant la forme d'un entonnoir ; dans la plupart des cas, leur orifice d'entrée était si grand que, sur la tête, on voyait les os du crâne dénudés ; de même, certaines plaies des ailes atteignaient les os. En certains endroits, en particulier, sur la tête, ces entonnoirs formaient des groupes serrés les uns contre les autres. Les plaies occupaient de préférence la tête, le cou, le dos et les ailes, mais elles ne manquaient pas aussi sur la poitrine de certains jeunes, et étaient toujours rangées sur le trajet de plumes, ce qui montre que les petites larves se fixaient mieux sur les jeunes tout nus, à l'endroit de sortie des plumes.

J'ai disséqué deux jeunes *Motacilla alba* et j'ai trouvé que les larves ne pénétraient jamais dans les muscles, mais qu'elles s'arrêtaient sous la peau, au voisinage des plaies, en se nourrissant, à ce qu'il semble, de la lymphe sous la peau. Leur nombre était assez grand par rapport au petit corps des jeunes Oiseaux, car j'en trouvai 18 à 20 sur l'un d'eux. La résistance des jeunes est vraiment remarquable, malgré la douleur et la perte de lymphe occasionnées par les larves, les jeunes grandissaient ayant cependant la surface de la peau couverte de plaies assez grandes.

Ayant mis trois jeunes dans une cage, j'ai vu qu'ils étaient, dans les premiers jours, dans un état normal, comme si rien ne leur était arrivé. Mais, le 4^e et 5^e jour, ils moururent tous. Il est possible que les Insectes que je leur ai donnés comme nourriture ne leur convenaient pas. »

Ce qui précède montre que nous sommes en présence de deux documents distincts, quant à la biologie larvaire d'*Onesia*. D'après un de ces documents, — mes observations — la larve de l'*Onesia* semble être parasite des Oligochètes ; d'après l'autre — celui de PARVAY-VAJNA — elles parasitent les jeunes Motacilles. Comment expliquer ce fait si bizarre que les larves de ces Diptères ont pu être rencontrées chez des hôtes tellement éloignés et surtout aux conditions de vie si différentes. Une réponse définitive à cette question ne peut être donnée qu'après l'étude détaillée du cycle évolutif complet de l'*Onesia*. Je me propose de poursuivre encore une série de recherches expérimentales concernant cette

mouche ; pour le moment j'examinerai seulement certaines suppositions qui ressortent de faits déjà acquis.

Les faits révélés plus haut laissent deux éventualités possibles : ou que les larves sont parasites constantes des Oiseaux et le parasitisme dans le Ver n'est qu'accidentel, ou bien au contraire l'*Onesia* est un parasite constant des Vers et ne se rencontre chez les Oiseaux qu'accidentellement (¹).

La première supposition a en sa faveur, l'éclosion obtenue par PARVAY-VAJNA ; elle prouve que la larve d'*Onesia* peut accomplir son cycle évolutif sous la peau des Oiseaux et d'autre part le parasitisme chez les Oiseaux n'est pas un fait inconnu parmi les *Calliphorinae* qui sont voisins des *Sarcophaginae*. Ainsi *Lucilia dispar* LÉON DUFOUR (= *Protocalliphora azurea* FALL.) a un grand nombre d'hôtes, parmi les Oiseaux ; de même *Philornis molesta* MEINERT ou certains *Anthomyidae* comme *Mydaea anomala* JAENN. et *M. torquans* NIELSEN. Dans ce cas, la femelle d'*Onesia* pondrait ses larves (et non ses œufs comme le suppose PARVAY-VAJNA) dans les nids de certains oiseaux, *Motacilla* par exemple, soit directement sur les petits, soit sur les objets environnants et les larves, guidées par le thermotropisme positif, à la manière des d'*Auchmeromyidae* (ROUBAUD, 1913) afflueraient vers les Oiseaux, qu'elles parasitent en perforant leur peau. Quant au parasitisme accidentel des Vers, on pourrait l'expliquer, soit par le transport des jeunes larves primaires par les grands Oiseaux, au moment où ils font la chasse aux Insectes et aux Vers, soit peut-être aussi par la ponte accidentelle ou la mort accidentelle de la femelle d'*Onesia* hébergeant ses petits, à l'endroit où se trouvent les Vers (terre, fumier, terreau). Pourtant la rareté de ce parasitisme chez les Oiseaux, sa fréquence chez les Vers et surtout sa localisation dans la vésicule séminale de ce dernier semblent contredire beaucoup la supposition que l'*Onesia* est un parasite constant des Oiseaux.

La deuxième hypothèse a plus de chances d'être exacte et voici pourquoi :

1. Les larves primaires d'*Onesia* ont été observées un grand nombre de fois chez les Vers de terre.

(¹) Je dois ajouter que le genre *Onesia* est très uniforme, les différences entre les espèces sont très faibles et ne sont bien connues que pour les mâles.

2. Les Lumbricides parasités appartiennent à trois espèces différentes habitant deux milieux : a) *Allolobophora chlorotica* qui vit dans la terre ; b) *Allolobophora factida* et *A. caliginosa* dans le fumier et le terreau.

3. Les Vers parasités proviennent d'endroits variés (jardin du laboratoire d'Evolution, jardin de l'école normale de Paris, champ d'expérience du Muséum, environs d'Orléans).

4. La localisation de la larve primaire d'*Onesia* dans la cavité générale des segments génitaux et en particulier dans la vésicule séminale, c'est-à-dire là où se trouve justement la larve primaire de *Pollenia rudis*, parasite incontestable et constant des Lombricides.

5. Si la larve B, comme il semble être démontré, est le stade III de l'*Onesia* (c'est-à-dire de la larve A), le cycle évolutif de l'*Onesia* serait en tout point comparable à celui de *Pollenia rudis*. Quant aux grandes pertes possibles de larves d'*Onesia*, avant qu'elles arrivent dans les Vers, ainsi que les pertes de ces larves tuées dans le kyste phagocytaire du Ver, ce sont des faits qui ne doivent pas nous étonner, car il s'agit de Diptères qui dispersent leurs germes, non sur l'hôte, mais sur le milieu où vit cet hôte ; et ces pertes sont, comme nous l'avons vu, compensées par la grande capacité reproductrice de l'espèce.

Il est d'autre part possible, sinon certain, que les larves d'*Onesia* parasitent d'autres espèces des Lombricides où elles arrivent avec beaucoup moins de pertes à boucler leur cycle. Mais comme leur cycle est celui d'été et d'automne (avec hivernage à l'état larvaire libre ou à l'état de pupa), il doit être très rapide et plus difficile à saisir que celui de *Pollenia* qui est d'hiver. Et il n'est pas étonnant que j'aie pu saisir ce parasitisme avec plus de chances ou de facilité, sur les Vers où les larves primaires d'*Onesia* meurent en grand nombre, laissant ainsi pour longtemps (et très souvent en grand nombre) les traces visibles d'infections parasitaires, sous formes de kystes phagocytaires, avec le parasite tué, mais bien reconnaissable par sa peau et son ramature bucco-pharyngienne.

Si l'on admet pour l'*Onesia* le parasitisme constant dans les Vers, la femelle de cette mouche devrait déposer sa ponte, composée d'un grand nombre de larves, sur le fumier, le terreau ou la terre. Les larves s'enfonceraient dans ces milieux et

pénétreraient dans le Ver, par l'orifice génital mâle, à la manière des larves primaires de *Pollenia rudis*. La suite du cycle serait aussi comparable à celui de *Pollenia*. Comment expliquer maintenant le parasitisme accidentel chez les Oiseaux ? Comme il s'agit de parasitisme des petits qui ne sortent pas de leur nid, deux conditions sont indispensables : 1) que les larves d'*Onesia* arrivent dans les nids ; 2) qu'elles puissent se nourrir aux dépens des petits Oiseaux.

1. La première condition peut être facilement réalisée et de différentes manières : a) l'Oiseau adulte, au moment où il cherche les Vers ou les larves des Insectes, se trouvant accidentellement dans les endroits où a eu lieu la ponte d'*Onesia*, peut entraîner avec lui, sur ses pattes, un grand nombre de larves primaires, qui, une fois dans le nid, émigreront sur les petits ; b) d'autre part, comme les nids des *Motacilla* sont construits de branches, de feuilles et de racines mortes et sont disposés très bas, dans des endroits humides, qui sont généralement très riches en Vers de terre, il est possible que l'*Onesia*, sous l'influence du milieu riche en matière végétale en décomposition, pondre ses larves dans les nids ou à proximité de ces derniers.

2. La deuxième condition n'a rien d'impossible, vu l'habitude générale des larves de *Sarcophagidae* et de certains *Calliphorinae*. Ces larves n'ont pas en effet un régime strictement établi ; quant elles sont parasites, elles peuvent avoir un certain nombre d'hôtes différents. Leur régime, comme nous verrons plus loin, peut changer avec leur âge. C'est dans ce groupe qu'il faut placer la plupart des Myiases pseudoparasitaires des Acridiens, des Batraciens et des Mammifères. Et on trouve aussi dans ce groupe toutes les transitions entre les formes qui n'ont qu'un seul hôte, et d'autres qui en ont plusieurs et peuvent en outre vivre aux dépens des matières animales en décomposition.

Pour finir, il est intéressant de rappeler quelles sont les conditions de vie des formes voisines de l'*Onesia*.

L'*Onesia* est depuis longtemps, et presque par tous les auteurs, considérée comme un *Sarcophagidae*. Nos connaissances sur ce groupe de Diptères sont encore assez faibles. La plupart des documents que nous possédons actuellement sur cette famille se rapportent au genre *Sarcophaga*, et nous montrent que les larves de différentes espèces de ce genre sont généralement saprophages

animales et qu'elles sont aussi les causes de certaines Myiases des Acridiens, des Batraciens, des Reptiles, des Oiseaux, des Mammifères et de l'Homme. On les range souvent aussi parmi les parasites de ces animaux. Ainsi les *Sarcophaga lineata* et *Sarcophila latifrons* sont, d'après PORTCHINSKY (1911), parasites de *Caloptenus italicus*; *Wohlfartia balassogloi* vit aux dépens des œufs des grandes Sauterelles; *Wohlfartia magnifica*, connu comme parasite sous-cutané de l'homme, parasite, d'après PORTCHINSKY, les Moutons, dans le gouvernement de Stavropoles et là, elle remplace les *Lucilia serricata*, qui font des ravages sur les moutons, en Hollande et en Angleterre. *Helicobosca* (*Theria*) *muscaria*, dont le développement a été récemment étudié par SCHMITZ (1910), vit en saprophage dans les cadavres des escargots.

En comparant le nombre des germes qui évoluent dans une femelle de Sarcophagide, le tableau ci-dessous de PORTCHINSKY nous montre que la capacité reproductrice de l'*Onesia* est supérieure à celle des autres Sarcophagides.

Voici les données de Portchinsky :

<i>Sarcophaga coerulescens</i> Zett. Rond . . .	58
S. <i>striata</i> Zett	56
S. <i>haematodes</i> Mg.	42
S. <i>carnaria</i> L. Zett. Rond . . .	54
S. <i>melanura</i> Mg. Zett	70
S. <i>cruentata</i> Meig. Zett	80

Or, le nombre des larves que j'ai comptées dans l'abdomen d'une femelle d'*Onesia*, ramollie dans la potasse, est de 250 et ce chiffre est beaucoup au-dessous de la réalité, vu la perte d'un bon nombre de larves pendant la manipulation.

La supériorité du nombre des germes de l'*Onesia* est incontestablement liée à la vie parasitaire de ces larves. Le fait de la compensation, par la grande capacité reproductrice, des grandes pertes qui accompagnent la vie parasitaire est général pour les parasites de tous les groupes animaux.

Je dois enfin ajouter que, dans le système récent des *Muscidae* de GIRSCHNER (1893), les *Onesia* sont placées parmi les *Calliphorinae*, avec les genres suivants :

CALLIPHORINAE	{	<i>Pollenia</i> , parasites de Lombricides ; ovipares.
	{	<i>Calliphora</i> , saprophages animales ; ovipares.

CALLIPHORINAE	{	<i>Lucilia</i> , saprophages animales et parasites des Batraciens ; ovipares.
		<i>Rhynchomyia</i> ?
		<i>Onesia</i> , parasites des Lombricides et peut-être des Oiseaux ; vivipares.
		<i>Cynomyia</i> , saprophages animales ; ovipares.
		<i>Acrophaga</i> ?
		<i>Protocalliphora</i> , parasites des Oiseaux ; probablement vivipares.
		On peut ajouter : <i>Auchmeromyia</i> , Ovipare, hémaphophage.

§ 2. — *Description morphologique de la larve primaire de l'Onesia sepulchralis. (Larve A).*

Etant donné que toutes les larves que j'ai étudiées étaient toujours mortes et phagocytées je ne peux décrire ici que la morphologie externe et l'appareil bucco-pharyngien de cette larve ; ceci est d'ailleurs largement suffisant pour la caractériser.

Cette larve (fig. 50, pl. X) est très petite, à peine $\frac{3}{4}$ mm. de longueur. Son corps est composé d'une petite tête, de trois segments thoraciques et huit segments abdominaux.

La tête n'a rien de bien particulier ; il faut seulement retenir la forme de l'antenne (a fig. 47 et 57, pl. X) qui, étant faite sur le même type que celle de la larve primaire de *Pollenia*, en diffère pourtant par la forme en cloche, ici plus haute et plus conique à son extrémité libre. L'antenne de cette larve présente aussi une sorte de racine (r) en forme de bâtonnet chitineux renflé au bout.

A la limite de la tête et du premier segment thoracique, on voit un grand nombre des crochets très pointus recourbés en arrière (fig. 57). Ils sont très serrés les uns contre les autres et disposés en plusieurs rangées. Chaque segment thoracique présente une série de crochets tout autour de leur bord antérieur ; il en est de même des six premiers segments abdominaux ; mais les rangées de crochets de ces derniers segments ne sont pas continues et leur nombre diminue à mesure qu'on s'approche de la face ventrale de ces segments. D'autre part le 5^e et le 6^e segments présentent, sur leurs bords postérieurs, une rangée de crochets avec

la pointe dirigée en avant. Le 7^e segment présente, sur son bord antérieur, trois rangées de crochets avec la pointe en arrière et deux rangées sur son bord postérieur, avec la pointe dirigée en avant. Enfin le 8^e segment abdominal présente une seule rangée de crochets.

Ce segment porte ventralement l'anus et dorsalement une paire de stigmates en cœur, caractéristiques pour le stade primaire d'une larve de Diptères cyclorhaphes (fig. 56, pl. X).

Mais c'est surtout l'étude de l'armature bucco-pharyngienne qui nous fournit les caractères les plus importants de cette larve, caractères qui pourront bien servir pour la détermination.

L'armature bucco-pharyngienne de la larve d'*Onesia* (fig. 49, pl. X), comme celle de la larve primaire de *P. rudis* est composée de deux parties : partie basilaire ou pharyngienne et partie buccale. La pièce basilaire a ceci de particulier, que sa partie antérieure (*e*, fig. XIII), depuis l'endroit où débouche le canal de la glande salivaire, se bifurque, en formant une sorte de fourche à deux branches (*m* fig. XIII, fig. 49), droite et gauche, qui s'écartent, à mesure qu'on s'approche vers leurs extrémités antérieures ⁽¹⁾.

En arrière de cette partie bifurquée, et dorsalement par rapport à elle, se trouve une pièce chitineuse, en forme d'U renversé (*h*, fig. XIII et 49, dont les deux extrémités se continuent respectivement avec la chitine de deux plaques droite et gauche de la pièce basilaire (*B*).



Fig. XIII. — Pièce basilaire de l'armature bucco-pharyngienne de la larve primaire de l'*Onesia sepulchralis*.

Les pièces buccales sont en forme de deux grands crochets (*c*, fig. 49), peu recourbés ventralement, s'articulant respectivement avec les deux branches antérieures de la pièce basilaire. Chaque crochet présente, tout près de sa base, une petite dépression circulaire, en forme d'une tache blanche. Latéralement et tout près de l'ouverture buccale, on voit encore une paire de petites pièces (*f*), suivant toute la longueur desquelles il semble qu'on voie sortir une série parallèle de

(1) Cette partie de la pièce basilaire n'est autre chose que la pièce intermédiaire, ou en H, qui ne s'est pas encore individualisée.

poils ; en réalité, ce ne sont que des stries de la chitine péri-buccale, qui est en continuité avec ces pièces (/.). Enfin, tout à fait en avant des crochets, le bord antérieur de la dépression buccale présente aussi quelques dents à chitine un peu noircie et dont la pointe est dirigée en arrière.

La petitesse de la larve (3/4 mm.), la forme particulière de son armature bucco-pharyngienne, la métapneusticité, la forme particulière des stigmates postabdominaux, montrent qu'il s'agit d'une larve au stade I. D'autre part, l'absence de côtes dans le pharynx (la face ventrale de cet organe est complètement lisse) nous indique qu'il s'agit d'une larve se nourrissant de substances vivantes, c'est-à-dire parasite dans ce cas.

§ 3. — Description morphologique de la larve B

(probablement le III^e stade de l'*Onesia sepulchralis*)

Comme je l'ai déjà dit plus haut, je n'ai pas obtenu l'éclosion de ce Diptère. Cette larve est incontestablement au dernier ou III^e stade ; ceci nous est indiqué par son amphipneusticité, par la forme de son armature bucco-pharyngienne et surtout par la forme de ses stigmates postabdominaux.

Ce qui frappe tout d'abord dans cette larve et permet facilement de la distinguer de la larve du stade III de *Pollenia rudis*, c'est que son corps présente 10 larges bandes de petits crochets noirs, au niveau de la séparation de ses segments (fig. 55, pl. X) ; les organes sensoriels du dernier segment abdominal se trouvent aux sommets de papilles analogues à celles de *Pollenia*, mais beaucoup plus saillantes que chez cette dernière.

Les crochets du corps de la larve ont aussi une disposition spéciale. Les trois segments thoraciques et le premier segment abdominal présentent, sur leur bord antérieur, une série de quatre à six rangées de petits crochets, dont la pointe est dirigée en arrière. Chaque rangée forme une ligne sinueuse et la distance entre les crochets est variable. Le deuxième segment abdominal, en plus de ces rangées de crochets, disposées sur son bord antérieur, présente une rangée de crochets au niveau de son bord postérieur et ces crochets ont la pointe dirigée en avant. Allant maintenant du 2^e vers le 7^e segments abdominaux, nous voyons

se produire une réduction graduelle du nombre des rangées de ces crochets sur le bord antérieur des segments et une augmentation de ce nombre sur leur bord postérieur ; on arrive ainsi au 7^e segment abdominal, qui n'a plus de crochets sur son bord antérieur et qui présente 5 à 6 rangées de ces crochets sur son bord postérieur. Cette disposition particulière des crochets est probablement en rapport avec la fixation de la larve dans le Ver de terre. Ces crochets doivent empêcher le Ver d'avaler ou d'expulser la larve au dehors.

La tête de la larve ne présente rien de bien particulier. L'armature bucco-pharyngienne (fig. 31, pl. X) est absolument du même type que celle de toutes les larves de Diptères cyclorhaphes. Ce sont plutôt les quelques détails dans la structure de chaque pièce qui permettent de la caractériser. Dans son ensemble, l'armature bucco-pharyngienne de cette larve est plus petite que celle de *Pollenia*. La pièce basilaire (*A* et *B*, fig. 31) plus petite, est aussi plus large et plus trapue. La pièce intermédiaire (*H*) est aussi plus large et plus courte. La pièce hypopharyngienne (*d*) est en fer à cheval. Quant aux crochets latéraux, dits mandibulaires (*C*), ils sont très grands par rapport au reste de l'armature buccopharyngienne ; mais leurs apophyses postérieures ou dorsales sont beaucoup plus réduites que chez *Pollenia*. Un fait d'une grande importance est que la face ventrale du pharynx (*A*) est complètement lisse, dépourvue de côtes faisant saillie dans la lumière pharyngienne. Ce fait, comme nous le verrons plus loin (p. 114 et suivantes) est la meilleure preuve qu'il s'agit d'une larve vraiment parasite.

Comme nous l'avons dit plus haut, la larve est amphipneustique. Les stigmates postérieurs (fig. 38), qui se trouvent au fond d'une petite dépression de la face postérieure du dernier segment abdominal, sont en forme de deux plaques chitineuses peu saillantes, surmontés de trois péritrèmes convergeant vers la cicatrice externe. Les stigmates antérieurs (fig. 34) ont une forme tout à fait particulière, permettant à elle seule de reconnaître la larve et de la distinguer de celle de *P. rudis*. Au lieu de présenter quatre papilles stigmatiques, comme c'est le cas pour cette dernière, la larve *B* n'en a que deux. Ces deux papilles sont peu saillantes, mais assez larges. La cuticule de leur peau est plissée transversalement, mais ce plissement n'intéresse pas les deux diverticules

de la chambre feutrée, qui forme l'axe de ces papilles stigmatiques. La pièce feutrée, étroite au niveau de la bifurcation, précédant l'entrée dans les papilles, s'élargit, au contraire, postérieurement et communique avec un large tronc trachéen.

СНАПИТРЕ VII

DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES SUR LES OLIGOCHÈTES PARASITÉS PAR DES LARVES DE DIPTÈRES.

N'ayant rien trouvé dans la littérature entomologique sur le parasitisme des larves de Diptères chez les Oligochètes, je me suis adressé aux travaux portant sur les Lombrics. La littérature récente, concernant les Oligochètes, qui est d'ailleurs très pauvre en faits biologiques, ne m'a rien donné. Par contre, les travaux anciens concernant les Vers de terre m'ont révélé des faits d'une très grande importance.

Les premières indications sur des Vers parasités par des larves de Diptères se trouvent dans les *Nouvelles observations sur la zoologie et l'anatomie des Annélides abranches sétigères* de DUCÈS (1837). A propos de *Lumbricus blainvillius*, l'auteur dit que c'est « un Ver Lombric de petite taille, de couleur rosée, rendant par les « pores du dos une humeur jaune. La lèvre est demi-circulaire, à « angle peu prononcé en arrière. On voit des pores ou ventouses « entre le vingt-huitième et vingt-neuvième et entre les trentième « et trente-et-unième anneaux. Un des individus que j'avais recueillis montrait, au dessous du corps, une saillie blanche et rigide, qu'on eût pu prendre pour un pénis ; c'était la partie « postérieure d'une larve de Diptère, enfoncée dans le corps par « sa tête garnie de crochets noirs. J'ai vu depuis de pareilles « larves sortir de divers points du corps de plusieurs autres Lombrics. Celui-ci a parfois neuf anneaux à la ceinture, un de plus « en avant que le nombre ordinaire ».

D'autres indications sur les larves de Diptères parasites des Oligochètes se trouvent dans le travail de HOFFMEISTER (1843). Cet auteur avait rencontré, déjà en 1843, une larve de Diptère parasitant un Lombricien, mais il n'avait pu arriver à la faire éclore. Pendant le printemps de 1843, il a trouvé encore quel-

ques Vers enroulés sous la terre, ayant l'air malades. L'auteur a remarqué qu'il s'agissait de Vers parasités par des larves de Diptères. Il a obtenu, de ces Vers, 3 pupes dont une a donné l'Insecte adulte, qui, au dire de l'auteur, était une Tachinaire. Une autre fois, il a remarqué un grand Ver de terre, sortant en plein jour de son trou, et qui semblait être malade et, en effet, ce Ver a donné une pupe assez grande, dont l'auteur n'a pu obtenir l'insecte adulte. Il ajoute enfin qu'il a obtenu encore des pupes de Diptères semblables aux précédentes, mais dont l'Insecte adulte n'a pu être obtenu.

On trouve enfin quelques renseignements, dans le travail classique de CHARLES DARWIN : *Rôle des Vers de terre dans la formation de la terre végétale* : « Pendant le jour, ils (les vers) restent « dans leur galerie, excepté à l'époque de l'accouplement ; « alors ceux qui habitent des galeries adjacentes mettent à « découvert la plus grande partie de leur corps, pendant une « heure ou deux de bon matin. Il faut aussi excepter de cette « règle les malades, dans lesquels vit généralement en parasite « une larve de Diptère ; les individus se trouvant dans ce cas « errent de côté et d'autre pendant le jour et meurent à la surface du sol. Lorsque de fortes pluies font suite à la sécheresse, « on voit parfois, gisant sur le sol, un nombre étonnant de Vers « morts. M. GALTON me communique qu'en un cas de ce genre « les Vers morts se trouvaient dans la proportion d'un par deux « pas et demi de long, quatre pas de large, dans une promenade « faite à Hyde Park. Il compta jusqu'à 45 Vers morts dans une « seule place, sur une longueur de seize pas. A juger d'après les « faits qui précèdent, il n'est pas probable que ces Vers aient été « noyés. S'ils l'avaient été, ils auraient péri dans leur galerie. Je « crois qu'ils étaient déjà malades, et que leur mort a été simplement hâtée par l'inondation du sol » (1).

Comme toutes ces observations ont été faites en des points du globe assez éloignés, on peut conclure que le parasitisme que nous venons d'étudier est loin d'être exceptionnel et localisé ; il est au contraire assez général et a une grande aire géographique.

(1) Trad. Lévêque, 1882, p. 42.

DEUXIÈME PARTIE

BIOLOGIE COMPARÉE DES LARVES DE DIPTÈRES

CHAPITRE VIII

EXAMEN COMPARÉ DES CYCLES ÉVOLUTIFS DE *POLLENIA*
RUDIS FAB. ET DES AUTRES DIPTÈRES PARASITES

Nous savons aujourd'hui que le parasitisme des larves de Diptères est loin d'être un fait rare et limité à un nombre restreint d'hôtes. Au contraire, il y a peu de groupes animaux, qui présentent un nombre aussi considérable de formes parasitaires et une variété aussi grande d'hôtes que les larves de Diptères cyclorhaphes.

Étant donné que le parasitisme de *Pollenia rudis* représente jusqu'ici le premier et unique cas où s'associent Vers et Insectes il importe de rechercher les caractères du cycle de *Pollenia* qui lui sont communs avec celui des autres Diptères cyclorhaphes et quels sont, d'autre part, les caractères propres au parasitisme de *Pollenia*. Je vais comparer le cycle de *Pollenia* successivement à celui des Diptères parasites des Invertébrés et à celui des Diptères qui parasitent les Vertébrés, étant donné que ces deux groupes de parasites sont très différents.

A. Invertébrés.

Parmi les Invertébrés, presque tous les hôtes des Diptères parasites sont des Arthropodes. Une seule fois le parasitisme des Diptères a été signalé chez les Mollusques. Nous devons ce cas à GOUREAU (1843), qui a obtenu l'éclosion d'un Dexide, *Melano-*

phora helicivora GOREAU, des petites coquilles poilues d'*Helix conspurcata*. Malheureusement toutes nos connaissances sur ce cas de parasitisme si extraordinaire se réduisent au fait d'élevage. Ni la larve, ni aucun des rapports entre l'hôte et le parasite n'a été observé.

Parmi les Arthropodes, le nombre le plus considérable de formes parasitées par les Diptères est fourni par les Insectes. Pourtant, dans d'autres groupes, comme les Isopodes et les Myriapodes, on a signalé, à plusieurs reprises, des Diptères cyclorhaphes. Ainsi, d'après BRAUER, VON ROSER, en 1840, a signalé la larve de *Stevenia umbratica* FALL. parasitant un Isopode *Oniscus asellus* L. En 1903 BRUES a trouvé quelques pupes d'un Diptère dans la peau vide d'un Isopode du genre *Porcellio*. L'élevage de ces pupes lui a donné le *Melanophora roralis*. Mais, comme les rapports entre l'hôte et le parasite ne pouvaient pas être précisés avec ce matériel, on peut dire pour ce cas comme pour le parasitisme de *Melanophora helicivora*, que la larve âgée a pu sortir d'un hôte quelconque, autre que *Helix conspurcata* ou *Oniscus* et pénétrer dans la coquille ou la peau de ces dernières, juste avant de se métamorphoser.

Le seul fait qui plaide pour la possibilité du parasitisme véritable de *M. roralis* dans les Oniscides, c'est qu'on a retrouvé ce phénomène déjà deux fois.

On connaît aussi des Diptères parasites de Myriapodes ; ainsi HAASE, en 1883, a trouvé les œufs d'un Diptère attachés à la nuque d'un Myriapode *Julus fallax* MEIN. Il a trouvé aussi, dans le corps de même *Julus*, deux petites larves d'un Diptère, l'une au stade I, l'autre au stade II. HAASE croyait qu'il s'agissait de larves de Phorides, mais BRAUER, à qui ont été soumises ces larves, les a déterminées comme appartenant aux Tachinaires ou aux Dexiides. NIELSEN s'est toutefois demandé, à ce propos, comment BRAUER a pu déterminer ces larves des stades I ou II, à un moment où les larves des Diptères cyclorhaphes et surtout celles des parasites étaient à peu près inconnues à ces stades.

En 1893, GIARD a trouvé quelques pupes d'un Diptère dans la peau vide de *Lithobius forficatus*, attachés à des planches, dans le bois de Meudon, près l'étang de Fonceau. L'élevage de ces pupes lui a donné une Tachinaire *Discochaeta (Thryptocera) lithobii* GIARD. Malheureusement son matériel n'était pas en

état de lui fournir les renseignements sur les rapports du parasite avec l'hôte ; d'autre part, n'ayant pu étudier le puparium, il n'a donné aucun trait caractéristique de la larve (du st. III) de sa Tachinaire.

Il est intéressant de signaler que GIARD a pu, plus tard, étudier encore une larve de Diptère parasite de *Lithobius*. Ainsi, parmi les notes et figures inédites de GIARD, que M. CAULLERY m'a communiquées, j'ai pu retrouver les figures de l'armature buccale d'une larve d'un Diptère cyclorhappe avec l'indication que la larve a été extraite d'un *Lithobius*.

Cette larve, dont il n'a pas eu l'éclosion, lui avait été envoyée par M. LÉGER de Grenoble.

En 1900, NIELSEN a pu étudier une larve de Diptère parasite d'un *Lithobius*, pris dans le « deergarden » près de Klampenborg. La larve fut extraite de son hôte et fixée dans l'alcool. Il est possible, d'après NIELSEN, qu'il s'agissait d'une larve de *Discochaeta lithobii*, mais elle était en tout cas différente de celle représentée par GIARD.

Je peux enfin ajouter que des larves parasites de *Lithobius* ont été retrouvées tout récemment par W. R. THOMPSON, aux environs de Cambridge. Il les étudie, en ce moment, sur le vivant. D'après lui, il s'agit de plusieurs (ou au moins de deux) Diptères différents, parasitant les *Lithobius*.

Par tout ce qui précède, on voit que le parasitisme des Myriapodes par les larves de Diptères est un fait définitivement établi. La seule chose qui manque, c'est la connaissance des rapports intimes entre l'hôte et ses parasites. Or ceci ne tardera pas à être mis en évidence par le travail de W. R. THOMPSON.

C'est là tout ce qu'on sait sur les Diptères parasites des Invertébrés, autres que les Insectes et les Vers.

Nombreux sont les travaux qui ont contribué à la connaissance de la biologie des Diptères parasites des différents ordres d'Insectes ; pour ne citer que les plus récents et les plus importants rappelons ceux de PANTEL (1898-1912), NIELSEN (1909), DE MEIJERE (1904), TOWNSEND (1908), THOMPSON (1913). Mais c'est à PANTEL que revient le mérite d'avoir donné, par sa monographie classique sur le *Thrixion*, une base à ces recherches anatomiques ainsi que biologiques. TOWNSEND, et surtout PANTEL (1911), ont eu aussi le mérite de réunir les données nombreuses concernant le

comportement parasitaire des Diptères, de les grouper et d'en dégager toute une série de faits d'intérêt biologique général.

*
* *

En se basant sur les travaux des auteurs précédents, et surtout sur ceux de PANTEL, on peut faire le parallèle suivant, entre les différentes phases du cycle évolutif de *Pollenia* et celles des Diptères parasites des Insectes.

a) Caractères communs avec d'autres Diptères.

1. *Ponte des œufs dans la terre.* — Cela peut être comparé à la ponte de certaines Tachinaires, soit sur les aliments de l'hôte, soit sur le passage, soit au voisinage de l'hôte (groupe II, IV et V de PANTEL).

2. *Phase intracœlomique.* — Cette phase de la vie larvaire de *Pollenia* a son parallèle chez beaucoup de Tachinaires, dont les larves pénètrent dans le cœlome et se logent provisoirement dans un organe quelconque, muscle, ganglion nerveux, glande génitale, tout comme le fait *Pollenia*, en se logeant dans les vésicules séminales.

3. *Phase de migration.* — La migration des larves de *Pollenia* vers le prostomium peut être comparée au déplacement des larves entomobies, qui ne percent pas leur soupirail respiratoire dans un endroit quelconque de leur hôte, mais le font dans une région bien déterminée ; par exemple les *Ceromasia rufipes*, parasites des Forficules percent leur soupirail dans le cou de leurs hôtes.

4. *Phase de perforation du prostomium du Ver.* — Elle est homologue de la formation du soupirail respiratoire secondaire cutané, dans des *Carcelia*, *Meigenia*, *Uclesia*, *Thrixion*, *Tachina*, etc.

5. *Phase fixée immobile.* — Quand la larve, restant dans le corps du Ver, a son extrémité postérieure à nu, elle peut être comparée à la phase de fixation de toutes les larves de Diptères parasites des Arthropodes.

6. *Phase sarcophage.* — La larve de *Pollenia*, comme « le plus grand nombre des Tachinaires, surtout les parasites des larves » par exemple *Meigenia*, *Nemorilla*, *Echinomyia fera*, devient, à

une certaine phase de sa vie, un vrai *sarcophage*, détruisant les muscles et les organes internes. C'est le moment de la vie parasitaire la plus active.

7. *Phase saprophage*. — Nous savons que la larve de *Pollenia*, une fois dépassé le stade III, peut vivre comme un vrai saprophage, aux dépens d'un Ver mort. Ceci est également connu pour les larves de Tachinaires ; « le fait que l'hôte est tué et exploité, à l'état de cadavre, caractérise une phase d'existence qui se surajoute à la vie parasitaire, bien qu'elle ne lui appartient pas », dit PANTEL (1911, p. 128) dans son travail.

8. *Phase larvaire libre*. — Entre le moment où la larve de *Pollenia* cesse de manger et le moment de la nymphose, il s'écoule quelques jours. La larve se trouve à ce moment libre dans la terre. Beaucoup de larves de Diptères parasites des Insectes présentent ce stade libre, qui dure généralement quelques jours.

A ces caractères d'ordre biologique, on peut ajouter d'autres caractères morphologiques : trimorphisme larvaire analogue aux cas des parasites, etc.

9. La *spécialisation de la larve au stade I* est un caractère général pour tous les Diptères cyclorhaphes. Cette spécialisation, comme nous l'avons vu pour *Pollenia*, porte généralement sur l'armature buccale et la peau.

10. L'*absence des côtes dans le pharynx* de la larve est un caractère morphologique commun à toutes les larves de Diptères parasites.

b) Les caractères propres au cycle évolutif de *Pollenia rudis* sont :

1. La *ponte d'un grand nombre d'œufs à embryons peu développés dans le milieu où vit l'hôte*. Cela ne semble pas signalé chez les autres Muscides entomophages. En effet, tous les cas connus jusqu'à présent de ponte sur des objets environnant l'hôte, rentrent dans l'ovi-larviparité. Les œufs non mûrs sont pondus, ou bien sur l'hôte (groupe I de PANTEL : *Tachina larvarum*, *Thrinxion halidayanum*), ou bien dans l'hôte (Conopides parasites des Hyménoptères d'après DE MEIJERE).

2. La *pénétration de la larve de Pollenia dans le cœlome par un orifice naturel de l'hôte*.

3. La *durée exceptionnellement longue de la phase intracœlo-*

mique qui est de 8 à 9 mois, tandis que la phase intracœlomique la plus longue qui ait été signalée chez *Compsilura* par PANTÉL est seulement de 4 mois.

4. *La réaction phagocytaire de l'hôte* : formation des kystes phagocytaires autour des larves vivantes de *Pollenia*.

5. *La localisation étroite du trou respiratoire*, très éloignée de l'endroit où la larve hiverne, ce qui a pour conséquence une phase de migration très marquée.

6. *La réaction de l'hôte à la phase de fixation*. C'est le point le plus important de la différence entre notre cycle et celui des larves entomobies. Tandis que, dans le cas des larves parasites des Insectes, la réaction de l'hôte à la formation du trou respiratoire se traduit par la formation d'un vrai calice chitineux, qui a pour conséquence une vraie fixation de la larve, dans notre cas, cette réaction se traduit par un processus d'inflammation, qui est suivi de suppuration, et de destruction progressive des parties de l'hôte ; il commence à l'endroit où le soupirail respiratoire est apparu et gagne de plus en plus en arrière pour mettre enfin à nu presque tout le corps de la larve.

7. *N'étant pas fixée, au sens vrai du mot, la larve peut souvent être expulsée*, surtout au moment de sa mue, par la contraction du Ver. On peut comparer à ceci l'expulsion des larves parasites des Insectes amétaboles et des larves des Insectes métaboles avec les mues de ces derniers ; la larve parasite restant attachée à la mue est retirée du corps de l'hôte à travers le trou respiratoire. On peut même dire que si, dans le cas de *Pollenia*, la mue du parasite est son moment critique, dans les cas des larves entomobies, c'est la mue de l'hôte qui est critique pour le parasite.

B. Vertébrés.

Les Vertébrés aussi ont fourni un grand nombre d'hôtes pour des larves parasites de Diptères cyclorhaphes. Parmi ces hôtes, on trouve signalés des représentants de toutes les classes de Vertébrés (sauf les Poissons) : Batraciens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères.

Mais ici [comme d'ailleurs pour les Invertébrés] un grand nombre de cas manquent encore de précision.

Nous allons rapidement passer en revue les cas de parasitisme dans chacun de ces ordres de Vertébrés.

Parasites des Batraciens. — C'est à MONIEZ (1876) que nous devons la découverte des premiers cas de myiasés chez des Batraciens. Cet auteur a, en effet, trouvé trois Crapauds, dont la tête était mangée par des larves de Diptères. L'élevage de ces larves lui a donné des *Lucilies*, qu'il nomma *Lucilia bufonivora* n. sp. sans les décrire. Ce cas de parasitisme si extraordinaire a attiré l'attention des zoologistes, et, la même année (1876), paraissent une série de notes de GIARD, M. GIRARD, V. COLLIN DE PLANCY (1877), etc., qui signalent différents cas de ces myiasés. En 1890, MEINERT découvre la ponte de cette Mouche : 60 à 70 œufs, collés sur la peau du dos du Crapaud.

D'autres cas de ces myiasés ont été observés, après MEINERT ; mais c'est à PORTCHINSKY (1892) que revient le mérite d'avoir repris cette question, avec un matériel plus riche que celui de auteurs précédents. Il signale en effet une vraie épidémie de Batraciens anoures tués par *Lucilia bufonivora*. Quant à l'infection, il croit à la possibilité de deux modes différents : 1) La femelle peut pondre directement sur la peau du Batracien 50 à 70 œufs. Les larves écloses s'éparpillent sur la peau et certaines d'entre elles arrivent à la bouche, aux orifices nasaux ou aux yeux et y pénètrent. C'est ce qu'avait observé MEINERT. — 2) La femelle, avec ses œufs mûrs, est avalée par le Batracien ; elle se désagrège tandis que ses œufs résistent, se développent et les larves écloses montent dans l'œsophage, arrivent dans la bouche et de là se répartissent dans les yeux, les fosses nasales, etc... De ces deux modes d'infections, il croit que le premier se réalise rarement et qu'il est inadmissible surtout dans le cas où l'infection comprend 50 à 70 larves. Quant au deuxième mode, PORTCHINSKY le croit de beaucoup le plus répandu ; mais cet auteur tombe dans un finalisme excessif, quand il va jusqu'à supposer que la femelle de *Lucilia*, par tous les procédés à sa disposition, tâche d'attirer l'attention du Batracien, pour être avalée et accomplir ainsi l'acte de conservation de l'espèce.

Dans le même travail il admet l'existence d'une espèce *L. bufonivora* distincte de *L. silvarum*, alors qu'il la contestait dans ses

travaux précédents. Il avoue qu'il est impossible de distinguer ces espèces, soit d'après l'adulte, soit d'après la larve âgée, mais que l'armature buccale larvaire du stade I de ces deux espèces présente certaines différences. D'après lui, c'est là un parasitisme fort récent, qui est en train de s'établir.

Pour ma part, j'ai pu voir un Crapaud (récolté au mois d'août dans la forêt de Sénart) qui avait une trentaine de larves de Diptères grouillant dans une large plaie, qui représentait les restes de sa tête ; malheureusement je n'ai pu obtenir l'éclosion de ces larves. Je tiens aussi de BRUMPT quelques larves de Diptères, qu'il a extraites d'un Crapaud vivant. Enfin, tout dernièrement, j'ai reçu quelques larves d'une *Lucilia* au stade II, extraites par M. CAILLERY de la tête d'une *Salamandra maculosa* vivante. Il y en avait une cinquantaine grouillant dans les fosses nasales. Ce dernier fait est intéressant, étant donné que tous les cas de ces myiases signalés précédemment se rapportaient uniquement aux Anoures.

Comme les myiases, chez les Batraciens, sont causées par une espèce du genre *Lucilia* et que les espèces voisines sont saprophages animales ⁽¹⁾, comme, d'autre part, l'espèce *bufonivora* ne me semble pas encore définitivement établie et séparée de *L. sylvarum*, il est impossible encore de se prononcer définitivement, si ce mode de vie dans les Batraciens est constant pour une des espèces de *Lucilia*. Des recherches comparatives biologiques et morphologiques, sur les différentes espèces de *Lucilia*, sont indispensables pour trancher définitivement cette question.

Parasites des Oiseaux. — Les données que nous possédons sur les parasites des Oiseaux, sont très précaires. On ne peut guère citer que les cas de *Protocalliphora azurea* (étudié par DUFOUR en 1845), parasite des *Anthus pratensis* et *Passer domesticus*; d'*Aricia pici* MACQ. (1833) parasite de *Picus striatus* de Saint-Domingue ; de *Philornis molesta* MEINERT parasite, d'après cet auteur, des Oiseaux du Brésil ; d'*Onesia cognata*, parasite de *Motacilla alba* et ceux de *Mydoea anomala* JÄEN et *M. torquans* NIELSEN, étudiés par NIELSEN et parasites de différents Oiseaux de l'Amérique du

(1) Il est intéressant de remarquer que *Lucilia cæsar* et *L. sylvarum* sont saprophages. *Lucilia serricata*, qui est aussi saprophage, cause, de même que certains Sarcophagides, des myiases très dangereuses sur les Moutons en Hollande, en Russie et peut-être en Australie.

Sud. Grâce à ce dernier auteur, nous sommes renseignés actuellement sur la morphologie larvaire du genre *Mydœa* ; nous savons aussi que l'hôte réagit par des processus inflammatoires et la formation de kystes conjonctifs. Mais nous ne savons rien sur le commencement du cycle c'est-à-dire sur la ponte.

Par contre, le cycle évolutif d'un certain nombre de larves de Diptères parasites des Mammifères paraît être bien étudié. A part le genre *Cordylobia* et peut-être certains Sarcophagides, toutes les larves de ce groupe éthologique appartiennent à la vaste famille des *Oestridae* (l. s.). Parmi ces larves, les unes comme les Gastrophilines sont des parasites intestinaux ; les autres comme les *Oestrus* (s. s.) sont surtout parasites des cavités crâniennes ; enfin les larves des *Hypoderma*, *Dermatobia*, *Cuterebra* et autres sont des parasites sous-cutanés.

Le cycle évolutif des parasites intestinaux est assez simple. La femelle pond ses œufs sur la peau d'un Mammifère, en les attachant aux poils, par une substance gluante sécrétée par les glandes accessoires. La larve éclore, couverte de fortes épines, s'accroche à la langue de l'hôte, au moment où il se lèche ; elle est ainsi introduite dans la bouche et avalée. Arrivée à l'estomac ou à l'intestin, elle se fixe par les crochets buccaux dans les parois de la muqueuse et, dans cette position, passe tout son cycle évolutif. Elle se nourrit en partie en plasmo-hématophage, en partie en carnivore. L'hôte réagit par une inflammation et la formation d'un kyste conjonctif. Quant à la respiration de la larve, elle se fait toujours aux dépens des gaz libres, qui se trouvent de temps en temps, dans l'intestin de son hôte, et avec lequel la larve met en communication ses tubercules stigmatiques postérieurs. Ce gaz est naturellement pauvre en oxygène et sa présence n'est pas constante, de façon que la larve reste souvent complètement plongée dans le contenu liquide de l'intestin. En rapport avec ces conditions de vie spéciales, la larve présente deux particularités adaptatives, mises récemment en évidence par les travaux de ENDERLEIN (1899) et de PORTIER (1911) : 1^o les tubercules stigmatiques de la larve se trouvent au fond d'une sorte de cupule, dont les lèvres peuvent être fermées hermétiquement par la larve ; 2^o la larve présente, autour de ses troncs trachéens et en rapport avec eux une série de groupes de cellules pigmentaires qui, d'après PORTIER, serviraient à la fixation rapide de l'Oxygène.

Les parasites cavitaires pondent leurs œufs à l'endroit qui conduit vers ces cavités, à côté des orifices nasaux, par exemple, et les larves pénètrent directement dans les sinus frontaux. Elles respirent l'air libre.

Quant aux larves parasites sous-cutanées, il y a deux cas à considérer : 1° les unes (comme celles des *Cordylobia*, *Dermatobia*, *Cuterebra*, etc...), dont le cycle est simple, pénètrent directement sous la peau, à l'endroit même où la larve est sortie de l'œuf ; 2° les autres, comme *Hypoderma*, ont un cycle au contraire compliqué par le passage à travers le tube digestif et les cavités internes de l'hôte.

Le cycle évolutif des Hypodermes a été découvert par CURTIS pour l'*Hypoderma diana* et confirmé par plusieurs auteurs, en particulier par VANEY, pour l'*Hypoderma bovis*. Nous savons maintenant que la femelle de l'Hypoderme, pond ses œufs à la manière de beaucoup d'autres Œstrides, en les collant sur les poils de l'hôte. Les larves qui éclosent sont entraînées par la langue de l'hôte (au moment où il se lèche) dans sa bouche ; de là les larves arrivent dans l'œsophage, pénètrent dans la paroi de ce dernier et cheminent vers les cavités intérieures. A plusieurs reprises, on a pu trouver ainsi, enfoncées dans la paroi œsophagienne de l'hôte (quelquefois en grand nombre) les jeunes larves d'Hypodermes, qu'on n'a jamais pu trouver, au contraire, dans les tissus sous-cutanés. Ces larves traversent ainsi l'œsophage et suivent à travers les mésentères des trajets qui les conduisent vers les parois du corps et enfin vers les tissus sous-cutanés. Une fois arrivées sous la peau, elles percent un soupirail et mettent leurs stigmates en communication avec l'air libre. A cet état elles accomplissent tout le reste de leur évolution larvaire. L'hôte réagit par l'inflammation et la prolifération du tissu conjonctif, qui forme autour des larves une vraie tumeur.

Ce cycle évolutif si extraordinaire d'une larve d'un Œstride n'est pas sans analogie avec celui de certaines Tachinaires [du II^e groupe de PANTEL], parasites des chenilles des Lépidoptères. Ici, les œufs sont avalés par la chenille ; l'éclosion se produit dans l'intestin de l'hôte ; la larve éclosée traverse la paroi intestinale, arrive dans la cavité périvericérale, pénètre dans un organe de l'hôte (muscle, ganglion nerveux, ou glande génitale), y reste

pendant une période plus ou moins longue, quitte cet organe et, sans dépasser le 1^{er} stade larvaire, émigre vers la peau de l'hôte (ou l'invagination de la peau-trachée), perce un orifice par lequel elle met ses tubercules stigmatiques en rapport avec l'air libre et enfin passe dans ces conditions tout le reste de sa vie larvaire.

On peut même dire que les phases essentielles du cycle évolutif des Hypodermes (1^o ponte externe; 2^o phase larvaire interne; 3^o phase de migration à l'intérieur de l'hôte; 4^o phase de perforation de la peau = phase de fixation et respiration libre) se retrouvent chez la plupart des larves entomobies, ainsi que chez celle de *Pollenia*.

Quant aux caractères particuliers du cycle évolutif des Hypodermes, comme la longueur du trajet et la durée de la migration ainsi que la réaction inflammatoire de l'hôte, ils tiennent tous à la nature et aux dimensions de l'hôte. Et, ce qui est important, ce sont justement les caractères commun au cycle évolutif de *Pollenia*, caractères qui étant beaucoup moins accentués chez les *Pollenia* ne se retrouvent pas chez les larves parasites des Insectes.

Par tout ce qui précède, on voit donc que les larves de Diptères parasites se comportent partout, dans tous les hôtes, de façons sensiblement parallèles, et, si extraordinaire qu'est parfois leur cycle, on peut le ramener facilement à un type général de comportement des larves de Diptères parasites.

CHAPITRE IX

RAPPORTS NUTRITIFS ENTRE L'INSECTE PARASITE ET SON HÔTE

Il nous reste maintenant à préciser quelques points concernant les rapports nutritifs entre les parasites et leurs hôtes; ceci nous permettra d'une part de dégager encore quelques traits particuliers du cycle évolutif de *Pollenia*, d'autre part de trouver une série de caractères communs au parasitisme de *Pollenia* et à celui des autres larves de Diptères cyclorhaphes.

Quand on étudie les Insectes (Diptères ou Hyménoptères) parasites des Arthropodes, on est souvent frappé de ce fait que le parasite peut souvent vivre longtemps à l'intérieur de son hôte et y grossir beaucoup, sans s'attaquer aux organes de cet hôte. Il peut quelquefois atteindre sa taille définitive et arriver ainsi au terme de son évolution larvaire, voire même quitter l'hôte sans le tuer. Si l'hôte meurt quelque temps après la sortie de son parasite, c'est surtout d'épuisement, d'inanition plutôt que de la lésion causée par la sortie ⁽¹⁾. Dans ces cas, le parasite, étant plongé à l'intérieur de l'hôte, évolue en se superposant de plus en plus à ses organes, sans toutefois les détruire. Autrement dit, se trouvant avec les organes de l'hôte, dans le même milieu nutritif, le parasite détourne toutes les substances nutritives des organes de son hôte vers ses propres organes. A mesure que le parasite grossit, l'hôte continue toujours à s'alimenter et il est fort probable que la dénutrition constante de ses organes excite et augmente l'activité de son alimentation.

Ce mode particulier de nutrition du parasite peut être désigné sous le nom : *nutrition déviatrice*, par opposition à la *nutrition directe* quand le parasite s'attaque directement aux tissus de son hôte. Cette faculté de nutrition déviatrice ne doit pas être confondue avec la simple plasmophagie ou hématophagie, ces dernières ne sont que les traductions visibles de ce phénomène.

Il faut plutôt admettre ici un métabolisme nutritif spécial, permettant au parasite d'assimiler de la façon la plus complète les substances nutritives, à mesure qu'elles sont élaborées par l'hôte et tout à fait comme les font les organes propres de l'hôte ⁽²⁾.

⁽¹⁾ On peut ajouter que le comportement de certains parasites n'est pas sans analogie avec celui de certains organes de l'hôte, comme l'ovaire par exemple. Tous les deux (qui d'ailleurs s'excluent), sont capables de dévier à leur profit tous les éléments nutritifs du liquide périviscéral, tous les deux provoquent donc la dénutrition et même quelquefois la résorption des autres organes. Enfin les cas, très souvent signalés, de la mort de la femelle après la ponte ne doivent pas être considérés, comme on a souvent tendance à le faire, comme mort naturelle après que l'acte de conservation de l'espèce est consommé, mais tout simplement comme une mort d'épuisement analogue à celle qui est provoquée par le parasite.

⁽²⁾ Sans se préoccuper du degré de la transformation des substances nutritives absorbées par le parasite avant qu'elles passent à ses organes, on peut dire que la nutrition du parasite est aussi complète que si ses propres organes étaient plongés directement dans le liquide nutritif périviscéral de l'hôte. Ceci peut se rapporter à toutes sortes de parasites des Arthropodes et on en trouve, en particulier, un bon exemple parmi les Nématodes, où, à côté des formes ordinaires, analogues aux

Dans ce cas, le parasite ne vit pas directement aux dépens des tissus de l'hôte, mais aux dépens des substances nutritives élaborées par ce dernier et l'hôte joue en quelques sortes le rôle d'un transformateur nutritif qui lie le parasite avec le milieu extérieur.

La quantité de nourriture fournie au parasite peut donc être considérée indépendamment de la masse totale de l'hôte mais en fonction de son activité assimilatrice ⁽¹⁾.

Tout cela nous permet de comprendre comment un parasite peut atteindre la taille de son hôte, malgré qu'il ne s'attaque pas à ses organes et je ne serais même pas étonné de trouver des cas où la masse totale du parasite serait supérieure à celle de son hôte ⁽²⁾.

Nématodes libres, on rencontre des formes comme *Sphaerularia bombi* ou *Attractonema gibbosa*, dont la femelle seule est parasite des *Bombus* ou des larves de Cécidomyies (LEUCKART, 1887). Ces Nématodes sont déjà dépourvus de tube digestif; leur utérus se dévagine à l'extérieur et s'accroît tellement que le Nématode (*Sphaerularia*) tout entier prend la forme d'un minuscule appendice accroché à l'énorme masse de l'utérus. Il est ici incontestable que l'utérus, avec les embryons qu'il renferme, puise directement sa nourriture dans le liquide périviscéral de l'hôte, à la manière des organes de l'hôte lui-même. D'ailleurs, ce dernier peut continuer à vivre et, dans le cas des Cécidomyies, se transformer en nymphe et donner l'insecte adulte, malgré l'énorme quantité de Nématodes qui remplissent littéralement toute la cavité du corps de la larve.

Je dois ajouter ici que les conditions de vie dans la cavité du corps d'un Insecte sont, comme l'a récemment montré THOMPSON (1915 a), spécialement favorables pour le développement des parasites. Les Insectes présentent en effet une énorme quantité des substances de réserves, sous forme de tissu adipeux et leurs parasites baignent dans l'haemocèle, où les substances nutritives élaborées par l'hôte sont mélangées avec le liquide périviscéral.

⁽¹⁾ Un cas tout à fait particulier, au point de vue de la nutrition, est constitué par les Hyménoptères parasites internes des œufs des Insectes, ou de leurs pupes ou chrysalides. Ces parasites, qui ne sont pas rares parmi les *Chalcididae* et *Proctotrypidae*, disposent d'une quantité limitée de substance nutritive. Pour qu'un Hyménoptère *Phanurus tabanivorus* Ashur. (d'après HART) puisse accomplir tout son cycle évolutif jusqu'à l'adulte dans un œuf d'un Diptère, tel qu'un Tabanide (*Tabanus atratus*), il faut que le vitellus de cet œuf soit aussi complètement assimilé par la larve de l'Hyménoptère en évolution qu'il le serait par l'embryon même du Tabanide. La nutrition, dans ce cas est complète, mais dépend directement de la masse totale de l'hôte.

⁽²⁾ On peut citer ici les larves de Pipunculide et de Proctotrypide, parasite des *Typhlocybes*, que W. R. THOMPSON et moi avons étudiées tout récemment. La larve de Pipunculide, toujours parasite interne, à mesure qu'elle s'accroît, déprime de plus en plus les organes de l'hôte et distend sa peau. Arrivée au terme de sa croissance, elle remplit complètement l'abdomen distendu et une partie des segments thoraciques de l'hôte. La larve des Proctotrypides, d'abord parasite interne, fait hernie au dehors et devient parasite externe. Arrivées au terme de leur évolution larvaire, ces larves, avant de passer à leur dernière phase, probablement carnivore, semblent déjà avoir une masse supérieure à celle de l'hôte normal. Je dois ajouter que ces deux parasites s'excluent mutuellement et que chacun d'eux enrayer le développement de l'ovaire. Enfin les coupes de l'intestin de la larve de

Toutes ces considérations peuvent s'appliquer aux parasites Diptères et Hyménoptères, aussi bien aux parasites internes qu'aux parasites externes. Ces derniers, étant en rapport avec leur hôte par un point déterminé, puisent leur nourriture de la même façon, en la détournant des organes de l'hôte. Et tous les deux, ecto- et endoparasites (appartenant aux Diptères ou aux Hyménoptères), doivent être opposés aux larves carnivores, qui, même quand elles exploitent leur hôte de la façon la plus complète (comme le font certaines larves d'*Anthomyides* carnivores) doivent vider un très grand nombre d'individus, et absorber une très grande quantité de cette nourriture vivante, avant d'arriver au terme de leur évolution larvaire.

La nutrition déviatrice est aussi caractéristique, pour les larves à incubation nutritive intra-utérine complète, comme celles de *Glossina palpalis*, ou celles de tous les Pupipares. Ce point a été récemment mis en évidence, par ROUBAUD, dans son beau travail sur la mouche Tsétsé (1909 *b*). Voici ce que nous y trouvons à ce sujet : « Chez les Diptères à reproduction pupipare, au sens large, l'identité de régime alimentaire dans l'utérus se traduit, chez les larves, par des modifications anatomiques et physiologiques exactement semblables de l'appareil digestif. L'inertie de l'épithélium de l'intestin paraît être d'autre part aussi une conséquence directe de la nature facilement assimilable du liquide alimentaire. La sécrétion lactée qui nourrit les larves, ne nécessite plus de modifications digestives préalables bien importantes ; les matériaux à éliminer sont peu nombreux : aussi les cellules digestives voient-elles leur fonction propre passer en second ordre, et l'intestin tout entier amasse la réserve en nature, sans l'élaborer... l'analogie morphologique constatée entre les cellules de la paroi intestinale larvaire et les cellules adipeuses semblerait à la rigueur plaider en faveur de l'idée de l'équivalence fonctionnelle possible de ces éléments histologiques ». Si la nutrition déviatrice est un caractère biologique constant du métabolisme nutritif de la plupart de parasites, appartenant à des

Pipunculide, montrent une structure toute particulière, n'existant chez aucune larve ni libre ni carnivore : toute une région de l'intestin moyen a en effet une structure vacuolaire tout à fait analogue à celle du tissu adipeux, à contenu gras-seux, soluble dans les dissolvants ordinaires de la graisse. Ceci montre une activité d'absorption spéciale, chez cette larve parasite (W. R. THOMPSON et KEILIN D. 1915).

groupes zoologiques variés [Protistes, Vers (Cestodes, Trématodes, Nématodes), Crustacés (Copépodes, Rhizocéphales, Epicarides)], il n'en est pas ainsi quand il s'agit des parasites parmi les Insectes.

Ici la nutrition déviatrice n'est pas nécessairement liée au parasitisme et, quand elle a lieu, elle n'est pas de même durée chez toutes les larves parasites. Ainsi, pour ne parler que des larves de Diptères, chez les unes, comme celles de *Thrixion halidayanum*, elle s'étend sur toute la vie larvaire. « La larve de *Thrixion*, dit PANTEL (1911, p. 125), demeure jusqu'ici la plus inoffensive. Dépourvue, à ses deux derniers stades, de crochets buccaux, elle est exclusivement hématophage ; sa sortie, d'ailleurs, ne comporte pas de lésions nouvelles, car elle se fait par le soupirail. Aussi le Phasme ne meurt-il pas nécessairement de suite du parasitisme. Il peut même, s'il s'agit d'une femelle n'ayant pas hébergé un trop grand nombre de parasites, recommencer à pondre ».

PANTEL place, à côté de *Thrixion*, quelques autres *Muscidae* entomobies comme *Gymnosoma rotundatum*, *Bigonichaeta setipennis* et *Ceromasia rufipes* qui ne font presque pas de ravages dans le corps de leur hôte et qui ne sont pas « sarcophages ».

Chez les autres, la période de la nutrition déviatrice est très longue et ne cesse que quand la larve a acquis sa taille définitive ; à ce moment, il se produit un changement brusque dans le mode de nutrition ; la larve devient carnivore et dévore tout le contenu de son hôte (*Pipunculidae*, d'après THOMPSON et KEILIN).

Enfin, chez la plupart des autres larves parasites des Arthropodes, la nutrition déviatrice ne caractérise qu'une phase plus ou moins courte de la vie larvaire, c'est la phase primaire du parasitisme. La larve devient ensuite carnivore (plasmo- ou hématophage active et ensuite sarcophage) ; elle tue son hôte avant d'avoir acquis sa taille définitive et l'exploite même, à l'état de cadavre, en vrai saprophage. Depuis le moment où l'état des organes de l'hôte l'ont rendu incapable de se nourrir, ou depuis sa mort, toute la nourriture du parasite est réduite à la masse totale de l'hôte, et la décomposition plus ou moins rapide de ce dernier après sa mort diminue encore la totalité de la nourriture du parasite.

Il arrive ainsi que cette nourriture vient à manquer et le para-

site ne peut alors accomplir son cycle évolutif normal ; la larve parasite, faute de nourriture, se transforme en une petite nymphe, qui donne une petite mouche ou meurt.

Au point de vue des rapports nutritifs entre le parasite et l'hôte, la larve de *Pollenia* occupe une place toute spéciale. Dans tous les cas de parasitisme étudiés jusqu'à présent, l'hôte continue à se nourrir malgré la présence du parasite, qui s'accroît pendant ce temps. Et il ne cesse de s'alimenter que quand ses organes internes sont obstrués ou détruits par le parasite, ou quand l'hôte est complètement épuisé par la présence du parasite. Il en est tout autrement pour *Pollenia*. Ici, quand le parasite commence à se nourrir, l'hôte cesse de le faire et cela par une nécessité mécanique, étant donné (comme nous avons vu) que le prostomium (organe de déplacement) est perforé, occupé par la larve qui déprime en outre la bouche et le pharynx du Ver.

Dès que la larve de *Pollenia* se fixe sur le prostomium, elle se nourrit aux dépens de son hôte directement : elle suce d'abord le sang, et le liquide cœlomique, elle s'attaque ensuite aux tissus solides, tels que les muscles, le tissu conjonctif, la paroi du pharynx, etc... ; elle peut enfin vivre aux dépens des tissus morts, quand le Ver est tué.

Si la larve de *Pollenia* arrive généralement à sa taille définitive en détruisant le Ver presque complètement, ceci n'est possible que grâce à la taille du Ver de terre, qui est de beaucoup supérieure à celle de la larve âgée de *Pollenia* et aussi grâce à la grande faculté de résistance du Ver aux mutilations plus ou moins avancées de ses segments antérieurs. On peut pourtant ajouter que nombreuses sont les éventualités où la nourriture fournie par le Ver de terre devient insuffisante pour que la larve de *Pollenia* arrive à sa taille normale. Alors, faute de nourriture, la larve arrive le plus souvent à se transformer en une nymphe d'où sort une mouche petite, variété que les entomologistes ont souvent remarquée parmi les *Pollenia*.

CHAPITRE X

LE COMPORTEMENT PARASITAIRE DES DIPTÈRES
COMPARÉ A CELUI DES HYMÉNOPTÈRES

Maintenant que nous connaissons toute la diversité biologique des larves des Diptères, nous devons nous demander ce qu'il y a de spécial dans le comportement parasitaire de ces larves, par quoi le parasitisme de Diptères diffère de celui des autres Insectes. Nous comparerons donc le comportement parasitaire des Diptères à celui des Hyménoptères ; ce sont en effet les seuls grands groupes d'Insectes holométaboles qui présentent des cas de vrai parasitisme à l'état larvaire.

*
* *

1) *Au point de vue des hôtes*, on peut dire que les Diptères montrent plus de variété que les Hyménoptères. Ainsi, tandis que les hôtes des Hyménoptères ne sont que les Arachnides, les Myriapodes et les Insectes, les hôtes des Diptères appartiennent à plusieurs embranchements : Vers, Mollusques (?), Arthropodes (Isopodes, Arachnides, Myriapodes, Insectes), Vertébrés (Batraciens, Oiseaux, Mammifères) (1).

2) *Les modes de ponte et d'infection* sont très variables chez les Diptères et au contraire sont très uniformes chez les Hyménoptères. Ainsi, les Diptères parasites sont, ou ovipares ou larvipares. Ils pondent, ou dans leur hôte, ou sur leur hôte, ou sur sa nourriture. La larve pénètre, ou directement à travers la peau (la plupart des Muscides Entomobies), ou par un orifice naturel (*Pollenia*), ou par le tube digestif (Estrides). Quant aux Hyménoptères, ils pondent un ou plusieurs œufs à l'intérieur de leurs hôtes, naturellement s'il s'agit de parasitisme interne.

3) Malgré toute la diversité de la ponte chez les Diptères, leurs *larves sont toujours parasites internes* ; les Hyménoptères ne le

(1) Mais, si on compare les Diptères et les Hyménoptères libres, on arrive à un résultat analogue, c'est-à-dire que la diversité de conditions de la vie des larves des Diptères libres est de beaucoup plus grande que celle des larves libres des Hyménoptères.

sont que dans le cas où l'œuf est pondu à l'intérieur de l'hôte (et encore pas toujours); dans de nombreux cas où les œufs sont pondus à l'extérieur de l'hôte, les larves à l'éclosion sont des ectoparasites.

4) Quant au *mode de nutrition*, les larves des Diptères et des Hyménoptères parasites, se comportent, comme nous avons vu, de façons plus ou moins analogues (cf. chap. précédent). Dans les deux groupes, il existe probablement des variations de même ordre.

5) *Rapports respiratoires*. — La différence la plus importante dans le comportement parasitaire des Diptères et des Hyménoptères est incontestablement dans les échanges respiratoires entre leurs larves et les hôtes. Je m'arrêterai donc un peu plus longuement sur ce caractère.

Comme l'a bien montré SEURAT (1899), les larves des Hyménoptères parasites sont d'abord apneustiques, sans stigmates et sans trachées visibles. A mesure que la larve se développe, les trachées commencent à apparaître; elles se remplissent de gaz et la larve, après avoir subi une mue, acquiert au stade suivant des stigmates. Mais, étant toujours plongée dans le liquide péri-viscéral de l'hôte, la larve respire aux dépens de l'oxygène dissout dans le plasma sanguin. La cuticule est toujours très mince et, au stade primaire, la larve présente souvent différentes sortes d'expansions qui sont incontestablement en rapport avec la respiration: ces formations augmentent la surface de contact entre la larve et le liquide où elle est plongée et elles permettent souvent à la larve de réaliser un brassage continu de ce milieu: appendices d'*Eucoila* (G. DE LA BAUME-PLUVINEL et KEILIN D. 1913), *Adelura Gahani* (G. DE LA BAUME PUVINEL, 1915), d'*Apanteles*, vésicule anale des Microgastérines, etc.). On peut donc dire que l'appareil respiratoire des larves des Hyménoptères est plus ou moins réduit, surtout chez la larve primaire, mais ceci est compensé par la minceur de la cuticule larvaire, ainsi que par les différentes expansions de son corps. *A aucun moment, la larve endoparasite de l'Hyménoptère ne met ses stigmates en rapport avec l'air libre.*

Il en est tout autrement pour les larves des Diptères. Ici les larves primaires sont presque toujours métapneustiques; elles respirent quelque temps aux dépens de l'oxygène dissout dans

le milieu où elles sont plongées, mais, avant de passer au st. II, elles se fixent sur la trachée, ou la peau de leur hôte, faisant un trou, par lequel *elles mettent leur dernière paire de stigmates en rapport avec l'air libre*. Ceci introduit dans le cycle évolutif des larves des Diptères parasites toute une série de complications qui manquent chez les Hyménoptères : phase de *migration interne, perforation, formation du calice* (larves entomobies) ou *inflammation des tissus de l'hôte, infection secondaire microbienne de l'hôte* (*Pollenia*, *OEstrides*), etc.

Mais cette différence dans le comportement parasitaire des Hyménoptères et des Diptères ne peut être comprise, sans que l'on envisage les adaptations respiratoires des Diptères et des Hyménoptères en général (c'est à-dire parasites et libres).

Toutes les larves âgées des Hyménoptères libres ou parasites sont péripneustiques ; les larves parasites âgées ne présentent aucune modification dans leur appareil respiratoire et la seule particularité des larves parasites jeunes est que leur appareil respiratoire est un peu plus réduit que chez les formes libres. Quant aux larves des Diptères, on peut dire qu'il n'y a pas un autre groupe d'Insectes où la diversité de modes respiratoires soit aussi grande. On connaît parmi elles des formes péripneustiques, amphipneustiques, métapneustiques, propneustiques et apneustiques.

L'étude de l'appareil respiratoire dans la série des larves de Diptères orthorhaphes nous montre, que la forme respiratoire péripneustique est incontestablement primitive et que toutes les autres formes en dérivent ⁽¹⁾. Mais, tandis que les apneustiques et les propneustiques résultent de la réduction générale de l'appareil trachéen ⁽²⁾, les *amphi-* et *métapneustiques* sont le résultat de sa *specialisation*. L'apneusticité chez les larves de Diptères est compensée par la respiration cuticulaire et, souvent aussi, par le développement de différentes expansions de la peau telles que des branchies (ordinaires ou rectales). Tandis que les formes péri- et apneustiques ont généralement le tronc trachéen faible-

(1) Il suffit de rappeler à cet égard que toutes les autres formes présentent les vestiges des stigmates disparus, sous forme de petites cicatrices reliées aux troncs trachéens par des ligaments. Ce sont des stigmates non fonctionnels.

(2) Les larves apneustiques ne doivent pas nécessairement provenir des péripneustiques ; elles peuvent très bien provenir des formes amphi- ou métapneustiques.

ment développé, les formes amphi- et métapneustiques ont ce tronc trachéen très fortement développé. Leurs stigmates fonctionnels prennent aussi un développement très grand comparativement à ceux des larves périapneustiques.

Tandis que, chez les larves des Diptères orthorhaphes, on rencontre les quatre formes d'appareil respiratoire, chez les Cyclorhaphes on ne trouve généralement qu'une ou deux formes spécialisées. On peut dire que toutes les larves de Diptères *cyclorhaphes* sont *amphipneustiques* aux stades III et II et *métapneustiques* au stade I ⁽¹⁾. Et, malgré la grande diversité du milieu où vivent ces larves, — terrestres ou aquatiques, saprophages, gallicoles, mineuses des plantes ou parasites de toutes sortes d'animaux, passant même toute leur vie larvaire dans l'utérus de leur mère ; — toutes, je le répète, ont le même mode de respiration ; d'une façon ou d'une autre, elles mettent leurs tubercules stigmatiques abdominaux en rapport avec l'air libre, aux dépens duquel elles respirent.

On voit donc que la nécessité de respirer l'air libre chez les larves parasites n'a rien de particulier ; au contraire, c'est un fait général pour toutes les larves des *Diptères cyclorhaphes*, et ceci est incontestablement en rapport avec la haute spécialisation de leur appareil respiratoire.

On voit ainsi que la différence essentielle dans le comportement des larves des Diptères et des Hyménoptères parasites est du même ordre que celle qui existe entre les larves des Diptères et des Hyménoptères libres en général ⁽²⁾.

(¹) Il y a quelques exceptions à cette règle. On connaît en effet des larves métapneustiques aux stades III et II, comme *Hydrellia*, par exemple ; métapneustiques au stade II. *Thrixion* et amphipneustique au stade I comme les larves de *Galliothrips* et autres Anthomyides carnivores ; enfin apneustiques au stade I comme la larve de *Pipunculides*.

(²) Il est intéressant de remarquer qu'on connaît parmi les Diptères quelques cas qui font en quelque sorte une transition entre le comportement parasitaire des Diptères et celui des Hyménoptères. Ainsi il paraît que les larves de *Mitlogrammides* parasites des cavités des Orthoptères, ne se fixent à aucun moment de leur évolution larvaire. D'autre part, tout récemment, THOMPSON et moi étudiant le cycle évolutif des *Pipunculides* parasites des Homoptères, avons pu mettre en évidence, chez ces larves, quelques caractères de convergence avec celles des Hyménoptères. Voici ce que nous avons dit à ce propos : « La ponte intracœlomique, la minceur de la cuticule larvaire, l'apneusticité et l'absence des trachées chez les larves jeunes, la présence d'une vésicule anale et enfin l'absence de kystes phagocytaires sont autant de caractères de convergence entre les larves des *Pipunculides* et celles de quelques Hyménoptères parasites (*Braconides*, par exemple) ». La larve des *Pipunculidae* ne se fixe jamais et reste libre dans son hôte.

CHAPITRE XI

LES DIFFÉRENTS GROUPES ÉTHOLOGIQUES PARMI LES LARVES
DES DIPTÈRES

*Parasites, Saphrophages, Carnivores, Prédatrices,
Phytophages...*

A côté des larves parasites que nous venons d'étudier, les larves des Diptères cyclorhaphes présentent un grand nombre de formes libres à modes de vie très variés.

On connaît, en effet, des larves carnivores ; d'autres sucent le sang des Mammifères, d'autres sont phytophages : mineuses ou gallicoles, enfin certaines larves sont saprophages, c'est-à-dire vivent aux dépens des matières animales ou végétales en décomposition.

Comme cette classification éthologique ne correspond à aucun groupement systématique, et que la même famille peut présenter des larves appartenant à plusieurs de ces groupes éthologiques, il est intéressant de se demander s'il existe un critérium permettant de distinguer une larve parasite d'une larve qui ne l'est pas ; autrement dit, y a-t-il quelques caractères morphologiques permettant de reconnaître une larve parasite animale et de la distinguer de toutes les autres larves, carnivores, phytophages (s. l.) et saprophages (s. l.) ?

La réponse à cette question exige naturellement la connaissance de ces dernières larves, et je dois dire dès à présent que cette réponse ne peut être qu'approximative, étant donné que notre connaissance des larves libres est encore très insuffisante. Nombreux sont en effet les genres et même les familles entières, sur lesquels nous n'avons jusqu'à présent aucun renseignement biologique, et dont les larves sont totalement inconnues. Et parmi les espèces dont les larves sont décrites, il y en a un bon nombre, dont l'étude est incomplète ou insuffisante et reste encore à refaire.

Comme le sujet de ce travail ne concerne que les questions qui

touchent immédiatement aux larves parasites, je ne m'arrêterai ici qu'aux caractères essentiels des autres groupes éthologiques, caractères juste suffisants pour les comparer à ceux des larves parasites et je réserve pour un travail spécial toutes les questions détaillées concernant ces formes larvaires libres.

Recherchons d'abord les caractères essentiels des larves saprophages. Dans une note que j'ai publiée dans les *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, en 1912, j'ai attiré tout spécialement l'attention des entomologistes sur la structure du pharynx des larves de Diptères cyclorhaphes; elle permet de reconnaître les larves saprophages et de les distinguer de toutes les autres parasites, carnivores ou phytophages. Il s'agissait, dans cette note, de la présence ou de l'absence de côtes dans le pharynx. On sait en effet que la face ventrale ou plancher du pharynx des larves de Diptères cyclorhaphes peut être, ou lisse (*Pollenia* et fig. 61, 62, 64-69, pl. XI), sans aucun accident chitineux ou, au contraire, pourvu de côtes longitudinales qui (fig. 86, 87, pl. XV), en coupe transversale, ont généralement la forme d'un T, ou plutôt d'un Y (fig. 59, 60, 63, pl. XI). Ces côtes (z , y , fig. 59, pl. XI) décomposent ainsi toute la surface ventrale du pharynx (p) en un certain nombre de canalicules (c) communiquant avec le reste du pharynx, par une série de longues fentes, qui sont délimitées par les branches latérales de ces Y.

M'appuyant déjà sur un assez grand nombre d'exemples, pris dans les différentes familles des Diptères cyclorhaphes, j'ai pu conclure dans les termes suivants :

« Il résulte de cette énumération que *toutes les larves de Diptères cyclorhaphes parasites des animaux les plus variés ou des plantes, ainsi que les larves carnivores et les larves sucrées du sang des Mammifères n'ont jamais de côtes dans leur pharynx, au contraire ces côtes existent toujours chez les larves saprophages*. Dans une même famille, on peut trouver des larves ayant ou n'ayant pas de côtes, suivant leur mode de vie. La connaissance de ces faits facilite beaucoup l'étude biologique des larves; grâce à elle j'ai pu prévoir qu'un certain nombre de larves décrites comme saprophages, et en particulier comme coprophages, ne le sont pas, bien qu'on les trouve toujours dans les substances en décomposition. C'est ainsi que les larves de *Graphomyia maculata* Scop. sont considérées depuis longtemps

comme coprophages. Or ces larves vivent effectivement dans des détritits s'y trouvant accompagnées des larves d'Éristales et de Ptychoptères. Ayant constaté chez ces larves (*Graphomyia*) l'absence de côtes, j'ai été conduit à une observation plus précise, qui m'a montré que ces larves sont carnivores et se nourrissent aux dépens des larves d'Éristales et de Ptychoptères. C'est également après avoir constaté l'absence de côtes dans le pharynx que j'ai été conduit à remarquer que la larve de *Phaonia variegata* MEIG. trouvée dans les Champignons décomposés se nourrit des larves de *Pegomyia* ; les larves de *Phaonia goberti* MUK. du bois pourri vivent des larves d'Hétéroneurides ; enfin les larves d'*Allognota agromyzina* FALL. vivant au milieu des feuilles mortes, s'y nourrissent de petits Oligochètes ⁽¹⁾.

L'examen du puparium, ou dernière peau larvaire, permet d'étudier la structure du pharynx et par suite reconstituer la biologie des formes dont la pupe seulement est connue.

Enfin, grâce à ce caractère, présence ou absence de côtes dans le pharynx, on pourra séparer sans aucune difficulté les larves parasites vraies des plantes, des animaux et en particulier de l'homme de celles qui pénètrent dans l'organisme à la suite d'une maladie locale quelconque suivie d'une infection microbienne, et s'y comportent en saprophage, se nourrissant des substances préalablement modifiées par ces microbes ».

Depuis la publication de cette note, j'ai rencontré quelques faits qui semblaient contredire la généralisation énoncée plus haut. Ces faits concernaient des larves phytophages, appartenant aux familles des *Trypetidae* et des *Anthomyiidae*. Examinons d'abord le cas de la famille des *Trypetidae*, dont les larves — on peut dire, toutes sans exception — s'attaquent aux diverses parties des plantes les plus variées.

Dans ma note citée ci-dessus, j'ai déjà examiné les larves des deux genres *Trypeta* et *Urophora* ; toutes les deux s'attaquent aux capitules des Centaurées. Ces larves, comme toutes les autres larves phytophages que j'avais étudiées à ce moment, ont leur pharynx complètement lisse, dépourvu de côtes. Mais, plus tard, étudiant les larves d'*Anastrepha striata* SCHN., qui s'attaquent aux fruits des *Psidium* (de l'Amérique centrale) et celles des

(1) C'est de la même façon que j'ai trouvé aussi la larve parasite B des Oligochètes. Voir page 78 de ce travail.

Dacus oleae, qui s'attaquent aux Olives, j'ai constaté que ces larves phytophages ont, dans leur pharynx, des côtes parfaitement développées — tout à fait à la manière des larves saprophages. Je puis ajouter maintenant que les larves de *Ceratitis capitata* qui s'attaquent aux Oranges et celles de *Rhagoletis cerasi* qui vivent dans les Cerises ont aussi des côtes dans leur pharynx. On voit donc, dans la même famille des *Trypetidae*, à larves phytophages, que les larves de certains genres de ces dernières comme *Trypeta* et *Urophora*, parasites des capitules des Centaurées, sont dépourvues de côtes, et celles d'autres genres comme *Anastrepha striata*, *Dacus oleae*, *Rhagoletis cerasi* et *Ceratitis capitata*, qui vivent aux dépens des fruits de différents arbres, ont des côtes bien développées dans leur pharynx.

Comment expliquer ces divergences ? J'ai résumé ces faits dans une note spéciale où j'ai proposé l'interprétation que voici :

« Nous sommes contraints d'admettre que les conditions de la vie dans les fruits sont, sous quelque rapport, analogues à celles de la vie saprophage, et, dans ce cas, il faut rechercher quelles sont les conditions particulières déterminant cette convergence.

Deux éventualités sont possibles : 1^o les diastases qui se trouvent dans les fruits joueraient un rôle important dans la préparation du milieu nutritif de la larve. Ces diastases, issues des cellules déchirées par la tarière de la femelle du Diptère, lors de la ponte, commenceraient à digérer les tissus végétaux autour de l'œuf, qui, chez les Olives, par exemple, est entouré d'une zone brunâtre. Puis, la larve, une fois éclos, déchirant les cellules en creusant sa galerie, ne ferait que continuer à provoquer l'émission de diastases ; 2^o dans la seconde éventualité, les diastases proviendraient, non plus des cellules du fruit, mais des microorganismes introduits par la tarière de la femelle du Diptère, au moment de la ponte et inoculés progressivement par la larve creusant les canaux dans les fruits ; la larve serait alors véritablement saprophage. Ces deux éventualités ne sont nullement contradictoires et il est fort possible que le milieu nutritif de la larve soit préparé à la fois par les diastases du fruit et par celles de microorganismes introduits avec la larve. »

Quant aux Anthomyides (s. str.), j'ai étudié dans ma note (1912 a) seulement les larves saprophages des *Homalomyia cunicularis* L., *Pegomyia transversa*, *P. winthemi* et les larves carni-

vores de *Graphomyia maculata* Scop., *Phaonia variegata* Meig., *Ph. goberti* Mik. et *Allognota agromyzina* Fall. Les premières, comme toutes les larves saprophages avaient des côtes bien développées ; les secondes, comme les larves carnivores, étaient dépourvues de côtes. Ce n'est que plus tard que j'ai pu étudier les larves des Anthomyides phytophages, comme *Pegomyia radicum*, *Pegomyia nigratarsis*, et autres. De ces Anthomyides, les uns pondent leurs œufs à la base de la tige, comme c'est le cas pour *P. radicum* (et les larves écloses pénètrent dans la racine, le radis par exemple, où elles creusent des vraies galeries) ; les autres, qui sont très nombreux, pondent leurs œufs sur la face inférieure des feuilles. Dans ce dernier cas, les œufs sont pondus par petits groupes de 3 à 6, serrés les uns contre les autres, alignés parallèlement et dont chacun est collé sur la face inférieure de la feuille. Les larves d'un même groupe d'œufs éclosent, à la fois, perforent les chorions en même temps que l'épiderme et la parenchyme de la feuille sous-jacente ; arrivées ainsi sous l'épiderme supérieur de la feuille, toutes ces larves, serrées l'une contre l'autre, restant toujours parallèles entre elles, rongent la couche supérieure du parenchyme foliaire, produisant ainsi une galerie de forme très caractéristique. Quand on examine une galerie encore jeune de *Pegomyia nigratarsis*, dans les feuilles de *Rumex*, il est facile de la comparer avec celles des différentes larves d'Agromyzinées. Mais il suffit de bien regarder par transparence, pour s'apercevoir qu'il s'agit ici d'une galerie renfermant le plus souvent plusieurs larves, au lieu d'une seule, comme c'est le cas des Agromyzines ; une autre différence est celle-ci : les œufs des Anthomyides, même après l'éclosion des larves, sont encore bien visibles sur la face inférieure de la feuille, à l'endroit où la galerie commence. — ce qui n'est pas le cas pour les *Agromyzinae* où l'œuf est très petit et plongé dans la parenchyme de la feuille.

A mesure que les larves s'accroissent, leur galerie s'élargit et prend à la fin l'aspect de larges plages de forme irrégulière, facilement reconnaissable. Souvent les larves sortent de leur galerie et en recommencent une autre, en un point quelconque de la feuille ; enfin quelquefois elles traversent le parenchyme en sens inverse et rongent la face inférieure de cette dernière. Si on examine par transparence une de ces larves, on voit que, dans son

organisation interne et surtout dans celle de son armature bucco-pharyngienne, la larve a beaucoup de ressemblance avec les autres larves phytophages, comme celles des *Agromyzinae* ou *Acidia* (Trypetidae), etc...

Pourtant l'examen attentif du pharynx, surtout sur des coupes transversales (fig. 60, pl. XI), montre bien que les côtes existent. Mais ce qui est important, c'est que les côtes (*c*) sont ici réduites en surface et en hauteur et la paroi ventrale du pharynx, sous-jacente aux côtes (*B*), est très épaissie et composée de plusieurs couches concentriques de chitine.

Il est incontestable que le pharynx de ces larves d'Anthomyides phytophages occupe une place intermédiaire entre les formes pourvues de côtes et les formes qui en sont dépourvues. Mais il nous est impossible de dire si, dans ce cas, les côtes sont en voie de différenciation ou de disparition. Il est possible que l'étude attentive d'autres larves de Diptères nous révélera encore plusieurs autres formes de transition.

Quant à ces formes de transition, je peux dire seulement que la grande souplesse adaptative des larves des Diptères, qui a permis à ce groupe de se répandre et de persister dans les milieux les plus variés, nous permet de croire qu'un grand nombre de ces larves évoluent actuellement sous nos yeux, changent ou ont changé d'habitat, sans que leur morphologie ait eu le temps d'accomplir un cycle complet de transformation ⁽¹⁾.

Par tout ce qui précède, on voit donc que, des deux cas de larves phytophages qui présentent des côtes, l'un (*Trypetidae*) nous indique l'existence de conditions de vie très spéciales, l'autre (*Anthomyidae*) nous montre l'existence des particularités morphologiques de transition. Ces deux cas ne semblent donc pas contredire la généralisation énoncée plus haut.

Toutes les larves parasites des animaux, les carnivores, les prédatrices, celles qui passent toute leur vie dans l'utérus de leur mère (*Glossina*, et Pupipares) et presque toutes les larves phytophages (gallicoles ou mineuses), toutes ces larves dis je, peuvent être réunies dans un vaste groupe éthologique des larves *biontophages* — se nourrissant de matière vivante ou de substances élaborées par les tissus vivants. Ces larves sont dépourvues de

(1) Comme exemple intéressant à ce point de vue, on peut citer la larve de l'*Onesia* parasite des Oligochètes.

côtes dans leur pharynx et peuvent être opposées aux larves *saprophages* qui vivent au dépens des matières animales ou végétales en décomposition qui ont des côtes bien développées dans leur pharynx.

Depuis la publication de ma première note, j'ai pu examiner au point de vue de la structure du pharynx, un grand nombre d'autres larves et toujours avec le même résultat. D'autre part, NIELSEN m'a communiqué dans une lettre que le plus grand nombre des larves de Tachinidae qu'il a examinées sont dépourvues de côtes.

Par la connaissance des caractères distinctifs entre les larves biontophages et saprophages, nous avons fait un pas en avant dans la détermination des larves parasites : toutes les larves qui ont des côtes dans leur pharynx peuvent être dorénavant exclues. Il s'agit maintenant de trouver des caractères positifs permettant de délimiter les larves parasites de celles des autres groupes éthologiques existant parmi les larves biontophages.

Je ne veux qu'ébaucher ici l'étude de cette question, et n'attirer l'attention que sur les caractères facilement visibles, comme l'armature bucco-pharyngienne ; pour cette dernière même je n'entrerai pas dans le détail de la description ; les figures permettent mieux de se rendre compte de la structure.

Larves phytophages. — En examinant la répartition des espèces à larves phytophages dans l'ensemble du système des Diptères, on est frappé de ce qu'elles sont inconnues parmi les Diptères cyclorhaphes aschizes, où on connaît pourtant des saprophages, des carnivores et des parasites ; parmi les Schizophores Schizométopes, on n'en connaît guère que quelques genres, dans la famille des *Pegomyinae* ; par contre, parmi les Holométopes, on connaît un grand nombre d'espèces phytophages, réparties dans plusieurs familles (*Agromyzinae*, *Phytomyzinae*, *Trypetidae*, *Oscinidae*, *Chloropidae*, *Platystomidae*, *Ephydrinae*, etc...) et, parmi ces familles, les unes ont tous leurs représentants phytophages (*Agromyzinae* l. s., *Trypetidae*, *Oscinidae*) ; les autres n'ont que quelques espèces ou genres à larves phytophages, les autres étant surtout saprophages.

Il est impossible de donner en quelques lignes les caractères généraux de toutes ces larves, d'autant plus que chaque famille,

à part les caractères adaptatifs convergents, présente encore des caractères propres de la famille, et d'autre part les caractères adaptatifs ne sont pas toujours convergents, étant donné que les moyens adaptatifs de ces groupes sont souvent très variés. Enfin la convergence ne se manifeste pas toujours à des âges bien correspondants de ces larves; le stade III d'une larve peut avoir, par exemple, plus de ressemblance avec le stade I d'une autre larve qu'avec le stade correspondant III de cette dernière.

Examinons d'abord les formes, où les caractères phytophages sont le plus prononcés. Ce sont les familles telles que les *Phytomyzinae*, ou les *Agromyzinae*, dont toutes les espèces sont phytophages; leurs larves minent les feuilles, tiges et racines des plantes les plus variées.

L'œuf d'un de ces Diptères, *Phytomyza* sp., parasite de *Cirsium lanceolatum*, par exemple, est pondu sous l'épiderme supérieur de la feuille. L'endroit de la ponte est marqué par une petite piqure visible au binoculaire, autour de laquelle on voit, à l'œil nu, une petite tache blanche de tissus mortifiés. La larve éclore se trouve immédiatement en présence du parenchyme de la feuille, qu'elle entame et où elle creuse sa galerie. La larve de ce Diptère est métapneustique au stade I, amphipneustique aux stades II et III.

Les stigmates antérieurs saillants sont très rapprochés de la ligne médiane dorsale de la larve ⁽¹⁾; la peau de la larve est très mince et son corps semble toujours être aplati entre le parenchyme et l'épiderme supérieur. Mais c'est surtout la tête et l'armature bucco-pharyngienne, très caractéristique pour toutes les larves des *Agromyzinae* et des *Phytomyzinae*, qui nous intéressent dans ce travail. L'armature buccopharyngienne de ces larves (fig. 70, pl. XII) est fortement chitinisée et de couleur presque noire. La pièce basilaire (*B*) est profondément et largement découpée en fourche, dont les branches sont longues mais étroites; la pièce intermédiaire (*H*), allongée, est presque soudée à la pièce basilaire; les crochets latéraux (*c*) sont en forme de deux plaques épaisses très fortement chitinisées, pluridentées, ayant l'aspect de vrais grattoirs et formant un angle presque droit avec la pièce intermédiaire.

(¹) A ma connaissance, c'est le seul groupe parmi les Diptères, où les stigmates prothoraciques sont tellement rapprochés sur la ligne médiane dorsale.

Les organes sensoriels de la tête sont rapprochés sur la face ventrale; ils forment un complexe presque unique (*am*), qui, entouré par une chitine épaisse, saillante et dure, et étant placé tout près des grattoirs, augmente la surface rugueuse active de la tête. Tout ce système se met en action surtout par les muscles qui s'insèrent aux extrémités ventrales postérieures des grattoirs. L'aspect de la tête et surtout de l'armature bucco-pharyngienne des larves des *Agromyzinae* change très peu avec les stades larvaires, et il est important de signaler que cette structure est tellement générale qu'on peut presque à coup sûr reconnaître les larves de cette famille *Agromyzinae* l. s. Une autre particularité de ces larves, et qui peut aussi servir pour les reconnaître, c'est la présence de grands cristaux de calcosphérites dans certaines cellules adipeuses ⁽¹⁾.

Si on compare aux larves des *Agromyzinae* les autres larves phytophages, on voit qu'elles leur ressemblent tantôt par un caractère, tantôt par un autre. Ainsi la larve phytophage d'*Hydrellia*, qui est une *Ephydrine* (les autres espèces de ce groupe sont saprophages), diffère beaucoup dans son ensemble des larves des *Agromyzinae* mais présente aussi avec elle certains caractères communs. La larve d'*Hydrellia modesta* L. vit dans les feuillées de *Potamogeton* ou d'*Hydrocharis*. Son corps est allongé et se

(1) Les cristaux des calcosphérites, chez les larves des *Phytomyzinae*, ont été découverts chez *Ph. chrysantemi* par HENNEGUY (1904). Ils ont été retrouvés d'après HENNEGUY par GIARD qui a remarqué qu'ils disparaissent pendant la nymphose. J'ai pu les retrouver chez un grand nombre de larves d'*Agromyzinae* (*Phytomyia affinis*, *Ph. Sp.*, *Agromyza aeneiventris* FALL., etc...); il me semble qu'ils existent chez toutes les larves d'*Agromyzines*; j'ai constaté aussi qu'ils disparaissent pendant la nymphose. Quant à la signification de ces cristaux, on peut les rapprocher peut-être des concrétions calcaires de tubes de Malpighi des autres larves de Diptères. Ces cristaux, comme nous l'avons vu plus haut, disparaissent pendant la métamorphose et j'ai pu voir, en outre, qu'à mesure qu'ils disparaissent, il se produit, sur la face interne du puparium, un dépôt calcaire, qui arrive à le doubler complètement. Les cristaux de calcosphérites se dissolvent probablement pendant la métamorphose dans le plasma sanguin, où la tension de CO_2 augmente. Une fois dissous, ils sont éliminés à travers l'hypoderme de la peau et déposés sur les parois du puparium. Cette couche calcaire du puparium des *Agromyzinae* les rend très cassants. Certains de ces pupariums, comme ceux qui se trouvent sur les *Cirsium* (entre l'épiderme inférieur et le parenchyme, position opposée à l'entrée du parasite), ne se chitinisent même pas pendant la nymphose: la peau larvaire reste aussi mince et aussi incolore que chez la larve, mais se double seulement de calcaire. Ces pupariums ont l'aspect tout à fait fossilisé; ils se cassent en petits morceaux, à la moindre compression. Il suffit de mettre ces pupariums dans l'eau acidulée, pour voir se produire une effervescence, avec un dégagement abondant de gaz et le puparium se réduit à la très mince cuticule larvaire.

termine par deux stigmates de forme particulière, effilés et pointus à leur extrémité (fig. XIV). Les stigmates antérieurs manquent pendant les trois stades. La larve est donc constamment métapneustique. Dans l'armature bucco-pharyngienne (fig. 73. pl. XIII), la pièce basilaire (A), avec une échancrure latérale très grande, est complètement soudée à la pièce intermédiaire (H), qui est très allongée. Les crochets latéraux (C), de forme particulière, présentent leur bord ventral découpé en un grand nombre de dents minuscules ; en arrière de l'angle ventral de la base du crochet, et articulé avec ce dernier, on voit une pièce chitineuse, sur laquelle s'insèrent les forts muscles (M) qui mettent en action ces crochets,



Fig. XIV. — Partie postérieure du corps de la larve d'*Hydrellia modesta* L.
S stigmates $\times 160$.

ainsi que toute la partie antérieure ventrale de la tête. La tête a aussi une forme particulière ; les antennes (a) sont du côté dorsal, tandis que les palpes maxillaires (m), comme chez les *Agromyzinae*, sont fortement chitinisés et rejetés sur la face ventrale, tout près de la sortie des crochets.

Je dois aussi remarquer que les cellules du tissu adipeux de ces larves présentent, à leur intérieur, entre les gouttelettes de graisse, de jolis cristaux verts en forme de baguettes prismatique. Ces cristaux, qui existent dans presque toutes les cellules du tissu adipeux, sont surtout localisés et en grand nombre dans deux bandes séparées du corps adipeux. Sous l'action de l'alcool et des acides, ces cristaux se dissolvent. Ces cristaux persis-

tent pendant la nymphose et existent dans le corps adipeux des imagos, très longtemps après l'éclosion.

La larve d'un *Trypetidae*, *Aridia heracleella* (fig. 78, pl. XIII) présente aussi la pièce basilaire (*A*) largement découpée ; la pièce intermédiaire (*H*) est très allongée et presque soudée à la pièce basilaire ; les pièces hypo-pharyngiennes (*hy*) sont aussi très allongées et se présentent sous forme de deux baguettes convergentes par leurs pointes distales. Les crochets latéraux (*c*) qui ont une forme voisine des crochets des saprophages ou des parasites, sont pourtant pluridentées et la surface péribuccale de la tête porte aussi un assez grand nombre de dents fortement chitinisées, qui augmentent la surface grattante de la tête. L'armature buccale d'*Urophora* *sp.* est très petite, mais très analogue à la précédente. Toutes ces armatures buccales n'ont pas de côtes.

L'armature bucco-pharyngienne des phytophages, parmi les Anthomyides, s'éloigne davantage du type larvaire phytophage, tel qu'il est représenté par les larves des *Agromyzinae*. Cette armature est plutôt du type saprophage, avec les caractères phytophages suivants : 1° les côtes de la pièce basilaire sont très réduites et la face ventrale de cette pièce, juste au-dessous de ces restes de côtes, est très épaissie (*B*, fig. 60, pl. XI) et composée d'un grand nombre de couches concentriques de chitine ; 2° les pièces intermédiaires et hypopharyngiennes sont très allongées ; 3° les crochets latéraux sont pluridentés ; 4° la surface péribuccale de la tête présente des saillies chitineuses, qui augmentent la capacité de raclage des crochets latéraux. Mais si, au stade III (fig. 79, pl. XIII), les caractères phytophages de la larve ne sont pas très accentués et frappants, ces caractères sont par contre plus nets aux stades II et I. Et la larve primaire de *Pegomyia nigratarsis* par ex., comme la figure 76, pl. XIII le montrent, a son armature bucco-pharyngienne tout à fait du type d'*Agromyza*. Les formes successives de l'armature bucco-pharyngienne de *Pegomyia* semblent montrer que l'adaptation phytophage de ces espèces est encore un fait comparativement récent, qui a retenti surtout sur l'armature buccopharyngienne jeune du stade I, organe en quelque sorte embryonnaire et par suite plus susceptible de changement.

Larves carnivores. — On connaît actuellement, parmi les

Diptères cyclorhaphes, trois groupes différents de larves carnivores. Ce sont les *Syrphinae*, parmi les *Cyclorhapha Aschiza*, certains *Anthomyidae* parmi les *Schizophora Schizometopa* et enfin les *Ochtiphilinae* parmi les *Schizophora Holometopa*. Etant donné que ces trois groupes de Diptères sont très éloignés les uns des autres et que l'adaptation à la vie carnivore s'y est produite de façons différentes, il importe de les examiner séparément.

a) *Syrphinae* s. str. — Les larves de *Syrphinae* sont aphidivores. La femelle pond des œufs isolés sur les plantes les plus variées, fréquentées par les Pucerons. Les larves, depuis l'éclosion, vivent aux dépens de Pucerons, en les perforant et suçant leur contenu. Le corps de la larve est allongé, aplati ventralement et convexe du côté dorsal. Son extrémité postérieure se termine par une corne très chitinisée, qui est formée par la fusion, sur la ligne médiane dorsale, des tubercules stigmatiques postérieurs de la larve. Les Syrphines ont des larves colorées ; elles présentent souvent des couleurs très vives, qui varient d'une espèce à une autre. Leur corps est couvert de papilles sensibles de forme très caractéristique (fig. XX, pl. 151). Les larves se déplacent sur la plante, grâce à leurs saillies mobiles ventrales et à la salive gluante dont elles sont toujours mouillées. Mais ce qui est caractéristique pour ces larves, c'est la structure de leur tête et de leur appareil bucco-pharyngien (fig. 89) pl. XV). Le complexe antenno-maxillaire (*am*) est saillant et présente ses deux parties (antenne et palpe maxillaire) presque fusionnées entre elles. L'armature bucco-pharyngienne de toutes les larves carnivores des *Syrphinae* est faite sur le même type ; les variations ne sont que d'ordre secondaire et consistent surtout dans les dimensions respectives des pièces et la chitïnisation plus ou moins forte de certaines parties. La figure 89, mieux qu'une longue description, permet de se rendre compte de la structure de cet appareil. On voit que toute l'armature bucco-pharyngienne fait ici une solide et unique charpente chitineuse. La pièce basilaire (*A, B*), dont la face ventrale (*A*) est dépourvue de côtes, présente, de chaque côté, une crête longitudinale (*u*) perpendiculaire à sa surface ; cette crête augmente la surface d'insertion, pour les muscles propulseurs de cet organe. L'appareil buccal proprement dit est ici représenté par les deux pièces médianes dorsale et ventrale, lesquelles, comme nous verrons

plus loin, correspondent respectivement à la lèvre supérieure (*G*) et à la lèvre inférieure (*L*) ; la pièce *I* est homologue à la pièce *i* d'*Aphiochaeta* fig. 86, *Phora*, fig. 87) et les lrvs des Muscides. Quant aux crochets latéraux *Cr*, ils n'apparaissent qu'au stade III et n'ont pas d'homologues chez les Cyclorhaphes schizophores. Il est à remarquer que le canal de la glande salivaire est extrêmement large et que les glandes salivaires présentent ici une tunique spéciale de tissus fibrillaire qui entoure la sac épithélial. Aux stades I (fig. 88) et II, l'armature bucco-pharyngienne est faite sur le même type, avec la différence que les crochets *Cr* manquent.

b) *Ochthiphilinae*. — J'ai pu étudier la larve de *Leucopis griseola*. La femelle de *Leucopis* pond des œufs minuscules isolés, sur les bractées ou les feuilles de *Cirsium lanceolatum*, ou sur d'autres plantes (comme *Crategus*), qui hébergent les Pucerons. Les larves, depuis l'éclosion jusqu'à la fin du cycle, vivent aux dépens des Pucerons qui les accompagnent. Ces larves ont aussi une forme caractéristique. Elles sont petites, effilées à l'extrémité antérieure, larges et tronquées à l'extrémité postérieure, qui se termine par une paire de stigmates fortement saillants et très éloignés l'un de l'autre. Les stigmates antérieurs et postérieurs se terminent par trois papilles stigmatifères. Tout le corps de la larve, qui est de couleur jaune citron, est couvert d'un nombre considérable de papilles plus ou moins saillantes, ce qui donne à la peau larvaire l'aspect chagriné. La larve passe par trois stades larvaires séparés par deux mues : le stade I est métapneustique, les stades II et III sont amphipneustiques. Elle se transforme en puppe, comme les Syrphines, en se collant sur la plante, par son contenu intestinal rejeté avant la nymphose. La tête et l'armature bucco-pharyngienne de la larve sont très caractéristiques. Comme la figure 82, pl. XIV le montre, les antennes *a*, placées dorsalement, sont ici très allongées et pointues à leurs extrémités (ceci est un fait rare parmi les larves de Diptères Cyclorhaphes). Les palpes maxillaires (*m*) très grands, circulaires, et sont rejetés sur la face ventrale. On voit sur la tête encore deux paires d'autres organes sensoriels (*o* et *c*), sur la signification desquels nous reviendrons plus loin. L'armature bucco-pharyngienne est allongée ; les pièces intermédiaire et basilaire sont presque sou-

dées ; les crochets latéraux (*c*) sont petits, pointus, de forme particulière ; leurs extrémités peuvent se toucher, les bases étant écartées. Il est intéressant de remarquer que la larve présente encore une bande circulaire de chitine plus foncée (*T'*), qui prend son origine de chaque côté de la tête, à la base des crochets latéraux et fait le tour complet de la tête. Cette bande chitineuse imprime à la tête l'aspect d'une capsule céphalique réduite.

c) *Anthomyidae*. — On connaît actuellement un assez grand nombre de larves carnivores, parmi les Anthomyides (*Calliophrys riparia*) par ex. ⁽¹⁾. Par leur aspect extérieur, qui est celui d'un asticot ordinaire elles diffèrent beaucoup de larves carnivores précédentes. On peut facilement les reconnaître, rien qu'au toucher. Elles ont en effet une consistance très dure grâce à l'épaisseur de leur cuticule et au fort développement du système musculaire sous-cutané. Les caractères les plus importants sont naturellement tirés de l'étude de leur appareil bucco-pharyngien (fig. 80, 81, 84, pl. XIV). La pièce basilaire (*A*) est très longue, étroite, fortement chitinisée et de couleur presque noire ; elle ne présente pas de traces de côtes longitudinales, sur la face interne de sa paroi ventrale. La pièce intermédiaire (*H*) n'a pas la forme caractéristique en H, présentée par celle des larves parasites ou saprophages ; elle est allongée, fortement chitinisée et découpée seulement dans sa partie antérieure. Les pièces buccales, à part les crochets latéraux (*c*), présentent encore une série d'autres pièces que voici ; une pièce médiane (*c* ou *l*, qui réunit ventralement les bases des crochets latéraux ; au niveau de l'articulation de cette pièce avec les crochets, ces derniers portent une petite pièce, sur laquelle s'articule un bâtonnet (*f*) dirigé en avant et denté à son extrémité libre. Il existe enfin, de chaque côté de la bouche, une pièce en forme de ruban chitineux (*i*). Comme caractère commun de ces larves, on peut citer encore l'élargissement du canal de la glande salivaire et la présence d'une tunique fibrillaire spéciale autour de la couche épithéliale de la glande, au moins dans sa partie antérieure, enfin l'allongement du pulpe labial (*F*).

Larves prédatrices. — J'ai pu examiner, grâce à l'obligeance de M. ROUBAUD, deux larves suceuses du sang de l'homme et des

(1) Pour les renseignements bibliographiques, je renvoie à ma note (1914) consacrée à ce sujet. Ici je ne rappellerai que les traits les plus saillants de l'organisation de ces larves.

Mammifères, celle d'*Auchmeromyia luteola* et celle de *Chaeromyia chaerophaga*. Pour la morphologie et l'anatomie de ces larves je renvoie au beau travail de ROUBAUD (1913). Ces larves vivent dans la terre des cases ou dans les terriers de Phacochères. Elles sortent seulement la nuit, guidées par la chaleur du corps appliqué contre la terre, se fixent sur la peau de l'homme (*Auchmeromyia*) ou des Phacochères (*Chaeromyia*), la perforent et sucent le sang.

A la description anatomique de ROUBAUD, j'ajouterai seulement quelques détails concernant la structure de l'armature bucco-pharyngienne. Comme la figure 85 le montre, cet organe se caractérise surtout par la faible courbure des crochets latéraux et par la forme particulière de la pièce basilaire. Cette dernière, qui est dépourvue de côtes, présente son bord postérieur découpé de chaque côté en trois branches. Cette armature, au stade II, ne diffère que par ses dimensions plus petites. Quant au stade I, on y remarque aussi deux crochets latéraux, dont chacun se termine en deux dents, et, de la base de chaque crochet, il me semble voir sortir une baguette, qui fait avec le crochet un angle aigu. A l'extrémité libre de chacune de ces baguettes, s'insèrent les muscles abaisseurs de ces crochets. Enfin il est important de remarquer que la surface péribucale de la larve, comme l'a déjà signalé ROUBAUD, présente encore deux lames saillantes irrégulières, avec le bord libre découpé en dents assez fortement chitinisées ; sur la ligne médiane ventrale, en avant de la dépression buccale, on voit encore une paire de petits crochets doubles. Tout ce système de crochets semble servir à la larve à se fixer sur la peau, pendant la perforation et peut-être aussi à se déplacer sous la couche superficielle de la terre. On peut enfin ajouter que les antennes de ces larves ont une forme très particulière et rare chez les larves de Diptères, elles sont, en effet, courtes, larges à leur base mais effilées à leur extrémité libre.

Larves des Diptères larvipares⁽¹⁾ ou pupipares. — Ces larves se reconnaissent facilement par leur forme générale, ou par leur

(1) Parmi les Diptères larvipares, je ne place que ceux dont l'incubation utérine est complète, comme c'est le cas pour les Glossines, qui sont presque des Pupipares ; j'exclus toutes les formes ovi-larvipares comme *Mesembrina*, *Hylemyia*, *Musca vivipara*, nombreux *Tachinidae*, *Dexiidae*, *Sarcophagidae*, etc.

organisation interne (élargissement de l'intestin moyen qui, en forme de sac, remplit toute la cavité du corps ; absence des glandes salivaires ; raccourcissement de l'intestin postérieur ; forme des stigmates postabdominaux, etc...) et surtout par la réduction de l'armature bucco-pharyngienne à la seule pièce basilaire, *Glossina palpalis* par ex. (fig. 30). Encore cette pièce (*A* et *B*), qui fait suite directement au vestibule buccal — est-elle à peine chitinisée.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que l'armature bucco-pharyngienne de certaines larves parasites (larve primaire d'*Ate-*



Fig. XV. — Une partie de la tête et armature bucco-pharyngienne de la larve du stade III de l'*Hypoderma bovis* : *B* pièce basilaire ; *H* restes de la pièce intermédiaire ; *S* canal de la glande salivaire ; *AM* complexe antenno-maxillaire $\times 22$.

leneura spuria, Pipunculide, larve âgée de *Thrixion* ; larve âgée des *Hypoderma bovis* (fig. XV)) est, aussi, réduite à la pièce basilaire (*B*) ; ceci est incontestablement un fait de convergence, d'autant plus que les conditions de la vie intra-utérine peuvent, à plusieurs égards, être comparées à celles de la vie parasitaire. Il est aussi intéressant de remarquer la convergence dans la forte chitinisation des complexes antenno-maxillaires *AM* chez *Hypoderma* et *Glossina* (*Am*, fig. 90 et fig. 83). Dans les deux cas ces pièces peuvent jouer, au moins en partie, le rôle des crochets latéraux disparus.

CHAPITRE XII

LE « TRIMORPHISME LARVAIRE »

Avant de passer à l'étude de caractères généraux des larves de Diptères cyclorhaphes, il est indispensable de préciser encore une des particularités importantes de ces larves, à savoir les modifications qu'elles subissent, depuis l'éclosion jusqu'à la nymphose.

En 1861, LEUCKART a montré que les larves de certains Diptères cyclorhaphes, comme celles de *Calliphora vomitoria* et *Lucilia caesar*, passent par trois stades larvaires, séparés par deux mues. Ce fait a été confirmé par BRAUER (1864) pour les *Oestridae*, par LOWNE (1892-95) pour *Calliphora erythrocephala*, par PORTCHINSKY (1894) pour plusieurs espèces de *Sarcophagidae*, de *Musca*, *Mesembrina*, *Dasyphora* et autres *Muscidae*. PANTEL (1898) a constaté ces trois stades larvaires chez *Thrixion halidayanum*, TRAGARDH (1903) chez les larves d'*Ephydra riparia*, DE MEIJERE (1904) chez les *Conopidae* et NIELSEN (1909) chez presque tous les *Muscidae* entomobies (Tachinaires) qu'il a étudiés. Pour ma part, j'ai pu retrouver ces trois stades chez les larves de *Polleonia*, d'un grand nombre d'*Anthomyidae*, *Drosophilidae*, *Heteroneuridae*, *Sapromyzinae*, *Agromyzinae*, *Phoridae*, *Syrphidae*. On peut donc dire maintenant que l'existence de trois stades larvaires, séparés par deux mues, est un fait général et bien acquis pour toutes les larves de Diptères cyclorhaphes.

D'autre part, on sait, depuis LEUCKART, que chaque mue est accompagnée de modifications morphologiques profondes, qui portent sur l'armature bucco-pharyngienne et l'appareil respiratoire. Ceci a été constaté par tous les auteurs précédemment cités et en particulier par PANTEL, à qui nous devons le terme *trimorphisme larvaire* ; dans son travail sur le *Thrixion* il a insisté sur le fait que les deux mues sont plus en rapport avec les modifications morphologiques profondes de la larve qu'avec sa croissance. Cette idée de PANTEL est d'autant plus exacte

qu'on sait maintenant que la larve peut s'accroître beaucoup sans muer (*Hypoderma*, au st. III par ex.) et, d'autre part, une larve peut muer sans s'accroître (*Mesembrina*, *Hylemyia* (fig. 93, pl. XVI) et beaucoup d'autres larves provenant des gros œufs des Diptères coprophages).

En disant que la larve peut s'accroître sans muer, je dois faire une petite restriction : toutes les parties molles peuvent s'accroître, ainsi que la peau de la larve, mais les organes fortement chitinisés comme l'armature bucco-pharyngienne et les stigmates ne s'accroissent que lors des mues ; on peut dire cela aussi pour les organes sensoriels⁽¹⁾.

On doit se demander maintenant en quoi consiste généralement la différence entre ces trois stades larvaires et quelle est la signification de ces changements morphologiques ; sont-ce seulement les étapes successives du développement de certains organes larvaires, comme c'est plutôt le cas des larves des Eucéphales, ou bien sont-ce des modifications qui sont en rapport avec les différentes phases adaptatives de la larve ?

Comme les différences portent surtout sur l'armature bucco-pharyngienne, l'appareil respiratoire, les organes sensoriels, les accidents chitineux de la peau, nous allons successivement passer en revue l'évolution de chacun de ces organes.

Armature bucco-pharyngienne. — Quand on compare l'armature bucco-pharyngienne pendant les trois stades de son développement, on est frappé tout d'abord de ce que le stade II de cet organe ressemble beaucoup plus au stade III qu'au stade I. La différence la plus importante entre les armatures bucco-pharyngiennes des stades II et III consiste surtout en ce qu'au stade III elle est beaucoup plus grande et présente une articulation plus nette, entre la pièce basilaire et la pièce intermédiaire. On voit naturellement quelques petites différences

⁽¹⁾ Il convient de rappeler ici que l'armature bucco-pharyngienne de la larve des Diptères cyclorhaphes augmente énormément à chaque mue ; la différence que nous avons calculée pour *Pollenia* nous donne une idée suffisante de ce fait et l'accroissement considérable de cet organe est un caractère propre aux Diptères cyclorhaphes. Cela augmente encore l'abîme qui les sépare des Orthorhaphes. La tête de ces derniers, par exemple des larves des Eucéphales, n'augmente que très peu à chaque mue ; elle reste la même, comme je l'ai constaté chez les *Trichocères* (1942 a), alors que le volume du corps de la larve est plusieurs fois multiplié.

dans la forme des pièces et leurs dimensions respectives, mais ce sont des différences de détail. On peut dire, en tout cas, que l'armature bucco-pharyngienne du stable II est faite sur le même type que celle du stade III. Quant à la structure de cet organe au stade I, le cas de *Pollenia* nous montre suffisamment jusqu'à quel point peut aller souvent la différence entre le stade primaire de cet organe et les deux stades suivants.

Pour comprendre la structure si particulière de l'armature bucco-pharyngienne de la larve primaire de *Pollenia*, ainsi que pour expliquer cet écart entre le stade I et les stades suivants, il est indispensable d'étudier comment se présentent les armatures bucco-pharyngiennes des autres larves de Diptères cyclorhaphes. Nous passerons pour cela en revue quelques armatures primaires de larves que j'ai étudiées personnellement : *Musca*, *Calliphora*, *Auchmeromyia*, *Mesembrina*, *Hylemyia*, *Pegomyia winthemi* et *P. nigrîtarsis*, *Calliophrys*, *Drosophila*, *Leucopis*, *Megerlea*, *Phora*, *Syrphus* et quelques armatures des Tachinaires.

Megerlea caminaria Mg (fig. 95, pl. XVI) ⁽¹⁾. — De toutes les armatures buccales que j'ai pu étudier, celle de *Megerlea caminaria* Mg se rapproche le plus de l'armature bucco-pharyngienne de *Pollenia* (fig. 36, pl. VIII). On peut homologuer ces armatures, pièce par pièce ; ainsi les crochets médians dorsaux (*G* et *g*) sont mobiles dans les deux cas et articulés avec le tronçon antérieur de la pièce basilaire (qui n'est que l'ébauche de la future pièce intermédiaire). La pièce *f* est ici très courte et représentée seulement par son morceau antérieur, qui est denté comme la pièce en brosse de *Pollenia*. Les deux pièces *e* sont, par contre, plus développées que celles de *Pollenia*. Je ne connais pas d'autres larves primaires de Diptères cyclorhaphes, qui, au stade I, présentent un crochet médian impair mobile et ayant une articulation mobile avec le reste de l'armature buccale.

Mesembrina meridiana L (fig. 94, pl. XVI). — C'est un *Anthomyiidae* ovo-vivipare. La femelle pond dans les excréments de chevaux un seul gros œuf à la fois, où la larve est complètement formée. La larve, malgré ses grandes dimensions, n'est qu'au

(¹) Je tiens les larves de ce *Dexiidae* vivipare, de mon ami W. R. THOMPSON. Ces larves ont été extraites de l'abdomen d'une femelle mûre ; malheureusement, on ne sait encore rien sur la biologie de cette mouche intéressante.

stade I de son développement. D'après PORTCHINSKY (1910), cette larve, qui passe toute sa vie dans les excréments, est en partie coprophage, en partie carnivore et se nourrit dans ce cas aux dépens d'autres larves coprophages à cuticule mince.

Grâce à l'obligeance de M. HUGH SCOTT, conservateur de la collection entomologique du Muséum d'Histoire naturelle de Cambridge, j'ai pu extraire les larves de quelques échantillons de cette Mésembrine. Parmi celles qui étaient complètement développées, certaines passaient sous le chorion même de l'œuf, du stade I au stade II. Incidemment, j'ai pu me convaincre que les larves primaires des Mésembrines, quand elles sont complètement formées, sont métapneustiques et non amphipneustiques, comme le prétend PORTCHINSKY. Elles ne deviennent amphipneustiques qu'au stade suivant. L'armature bucco-pharyngienne de la larve a la structure suivante : la pièce basilaire et la pièce intermédiaire (*H*) forment un ensemble unique, qui se prolonge antérieurement en une pièce impaire médiane dorsale (*G*), d'abord élargie, ensuite rétrécie et se terminant en pointe. De la face dorsale du crochet, on voit descendre une pellicule transparente mince, qui se dirige vers la pièce en arc, qui réunit les deux parties latérales fortement chitinisées de la pièce basilaire. Nous reviendrons plus loin sur la signification de cette membrane chitineuse. En outre du crochet médian dorsal, qui est bien développé ici, il existe encore deux pièces aplaties (*r*), arquées dorsalement, et qui semblent être homologues à la pièce en brosse de *Pollenia*. C'est entre ces deux pièces que semble se mouvoir le crochet médian. Les extrémités postérieures de ces deux pièces s'articulent à une bande chitineuse (*L*), qui se dirige de la base du crochet médian vers l'ouverture buccale. En avant de cette pièce et parallèlement à elle, se trouve une autre pièce chitineuse ventrale, de forme très particulière, en massue ou en dard, dentée et hérissée de pointes (*D*). La tête de la larve présente encore, en avant de la bouche, une ligne de poils serrés, longs et flexibles.

Musca domestica L (fig. 91, pl. XV). — La larve de la Mouche domestique a été étudiée par PORTCHINSKY et par HEWIT, mais assez superficiellement. Comme la figure le montre, l'armature bucco-pharyngienne de cette larve est composée de la pièce basilaire et du crochet médian dorsal (*G*), qui est moins développé que chez la *Mesembrina*, mais assez bien visible et fortement chitinisé à son

extrémité. La tête présente, sur sa face ventrale, deux sillons parallèles et une série de crochets et d'écailles.

Calliphora erythrocephala (fig. XVI). — L'armature bucco-pharyngienne est du type de *Musca*. Le crochet médian dorsal (*G*) est bien visible, la pièce médio-ventrale (*Li*) est comme chez *Musca*. On voit ici, en plus, deux pièces latérales (*C*) qui aboutis-

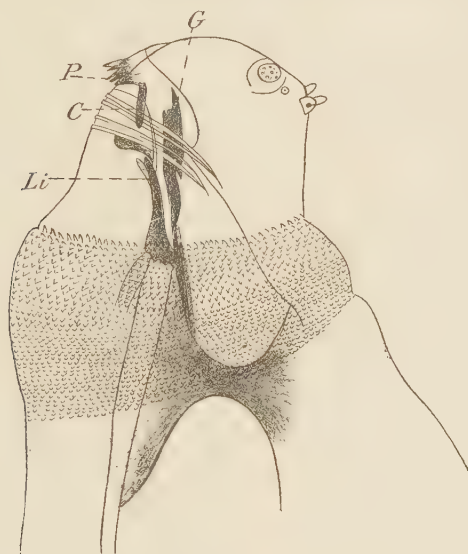


Fig. XVI. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve primaire de *Calliphora* : *G* crochet médian dorsal ; *C* pièce latérale paire ; *P* crochets supra-buccaux ; *Li* pièce médiane ventrale $\times 160$.

sent à la base d'une série des crochets de la région péri-buccale. Ces deux pièces latérales sont souvent homologuées, à tort, aux crochets latéraux des stades suivants.

Hylemyia strigosa F (fig. 93, pl. XVI). — Ce sont des Anthomyides vivipares ; une larve extraite de l'abdomen de la femelle, complètement formée sous le chorion, montre souvent les caractères superposés des deux stades successifs I et II. L'armature bucco-pharyngienne de cette larve présente aussi un crochet médian dorsal (*G*), qui est un peu masqué par le fort développement de formations (*C'*) peut-être analogues aux crochets latéraux des stades suivants.

Pegomyia winthemi MEIG. (fig. 74, pl. XII) — Les larves

vivent dans les Champignons, tels que *Boletus* ou *Armillaria mellea*. L'armature bucco-pharyngienne est faiblement chitinisée. Le crochet médian dorsal est très bien visible (*G*), de même que la pièce médio-ventrale (*L*). On voit, en outre, une pièce paire (*C*), qui sort de la dépression buccale et se continue sur la peau de la tête. Cette pièce pluridentée a la forme d'un vrai grattoir. Ceci est en rapport avec le mode de vie des larves primaires de *P. winthemi*, qui ne s'enfoncent pas dans le corps du Champignon, mais raclent la surface de ses lames.

Pegomyia nigratarsis (fig. 76) et *P. sp.* (fig. 77) vivent dans le parenchyme des feuilles de *Rumex acetosa*, *R. acetosella* et d'un bon nombre d'autres plantes, comme *Brassica* et autres. La pièce basilaire de l'armature bucco-pharyngienne de ces larves se continue aussi antérieurement par une pièce médiane dorsale (*G*), en forme de crochet. La pièce médiane ventrale (*L*) est également bien visible. A cela se surajoutent ici deux paires de pièces buccales : 1° une paire de pièces quadrangulaires de chitine mince (*e*), qui semblent se diriger vers la pièce médiane dorsale, et 2° une autre paire de pièces très fortement chitinisées (*C*), disposées ventralement par rapport à la première paire : ces pièces ont leur bord libre découpé en dents et ont la forme de vrais grattoirs, semblables à celui des larves phytophages des *Agromyzinae*. Elles s'articulent aussi avec les échancrures respectives de la pièce médiane ventrale. La face ventrale de la tête présente une série des saillies, qui augmentent la surface rugueuse de la tête. Les palpes maxillaires (*m*) sont rejetés sur la face ventrale.

Drosophila ampelophila (fig. 92, pl. XVI). — La larve des *Drosophiles* (saprophages) a, pendant les trois stades, une même structure de l'appareil bucco-pharyngien. Seulement, au stade I, on voit bien le crochet médian dorsal (*G*). Ce crochet est aussi bien visible chez les larves primaires de *Borboridae* et des *Seppinae* (*G* fig. XVII).

Syrphinae. — Ces larves sont carnivores depuis l'éclosion et vivent aux dépens de Pucerons. Si on comprime doucement, entre lame et lamelle, une de ces larves, afin qu'elle dévagine sa tête, on la voit sortir son armature bucco-pharyngienne qui a l'aspect représenté par la figure 88, pl. XV. La pièce basilaire fortement chitinisée, comme on voit, se prolonge en avant en deux

parties : l'une dorsale (*G*), qui se termine par un crochet médian fort et saillant, l'autre ventrale (*L*), terminée aussi en pointe, mais plus flexible. Les larves de Syrphines gardent cette disposition, à peu de chose près, pendant les trois stades larvaires.

Par tout ce qui précède, on voit que presque toutes les larves de Diptères cyclorhaphes, aschizes ou schizophores (Holométopes et Schizométopes), appartenant à tous les groupes éthologiques, ont, dans l'armature bucco-pharyngienne du stade I, quelques caractères communs ; telle la présence de la pièce médiane dorsale qui, sous forme d'un crochet impair, termine la pièce basilaire. Nous pouvons donc dire maintenant, sans aucune restriction, que la pièce médiane impaire de *Pollenia*, qui est en forme de crochet mobile, ainsi que les pièces médianes dorsales immobiles des larves des *Tachinidae*, sont homologues aux crochets et pièces médianes dorsales de toutes les autres larves de Diptères cyclorhaphes.

Quant à la signification morphologique de ce crochet, ce n'est que la coupe longitudinale médiane qui peut nous renseigner. Examinons une de ces coupes de l'appareil bucco-pharyngien de la larve âgée d'un *Syrphinae*, d'un *Platychirus* par exemple. Cette coupe (fig. XVIII) nous montre que le crochet médian dorsal (*Ls*)

n'est autre chose que la chitinisisation de la partie terminale externe du sac suprapharyngien, ou, autrement dit, de l'angle formé par la paroi dorsale du pharynx et le feuillet ventral du sac frontal (*S*). Par ses rapports morphologiques, on ne peut homologuer cette pièce à rien autre qu'à la lèvre supérieure ou au labre des autres Insectes. De même la pièce médiane ventrale

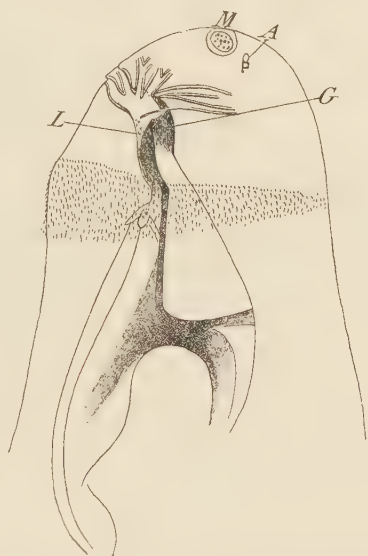


Fig. XVII. — L'armature bucco-pharyngienne de la larve primaire d'un *Sepsinae* : *A* antenne ; *M* palpe maxillaire ; *L* pièce médiane ventrale ; *G* crochet médian dorsal. $\times 260$.

de cette larve (*Li*) serait la lèvre inférieure ou labium; d'ailleurs toutes les larves de Diptères cyclorhaphes présentent, comme nous avons vu, les palpes sensitifs de cet organe.

Le crochet median dorsal persiste morphologiquement et garde les mêmes rapports avec le reste des pièces buccales, pendant les trois stades; la seule modification qu'il subit aux stades suivants, c'est qu'il perd sa forte chitinisisation; il devient de moins en moins visible, quoique bien décelable sur les coupes. A mesure

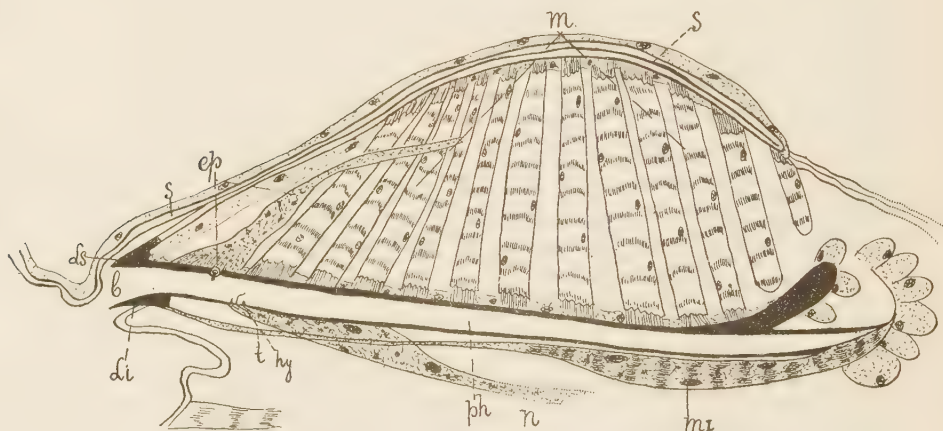


Fig. XVIII. — Coupe longitudinale médiane du pharynx de la larve de *Platychirus scutatus* MEIG. (*Syrphinae*). *ph.* pharynx; *m* ses muscles dilateurs; *Li* lèvre inférieure; *mi* son muscle et *t* tonofibrille de ce muscle; *hy* hypophyse; *n* son nerf; *ép.* épipharynx; *ds* lèvre supérieure; *S* sac frontal; *b* bouche. [$\times 150$].

qu'il perd sa chitinisisation, d'autres endroits de l'ensemble bucco-pharyngien se chitinisent plus fortement.

Pourtant, chez certaines larves, il persiste pendant les trois phases successives. C'est le cas des *Aschiza*. Parmi les larves de ce groupe, chez les *Phoridae* (fig. 86 et 87, pl. XV) et les *Platyppezidae*, cette pièce médiane (*L*) (la lèvre supérieure) perd sa chitinisisation aux stades II et III, mais elle persiste et elle est bien visible, sous forme d'une saillie charnue, sortant de la dépression buccale. Chez les *Syrphines* (*G* fig. 89), par contre, elle se chitinise de plus en plus, à chaque stade nouveau et reste toujours un organe fonctionnel, comme le crochet médian dorsal des larves primaires des *Tachinidae*.

Il est important de remarquer que les larves des Diptères cyclorhaphes aschizes présentent une autre particularité dans leur armature bucco-pharyngienne. C'est le fort développement de la pièce médiane ventrale (lèvre inférieure). On la trouve en effet chez les *Phoridae*, *Platypezidae*, *Syrphinae*, *Lonchopteridae*, *Pipunculidae* et *Conopidae*. Chez les *Phoridae*, par exemple, à mesure que la lèvre supérieure (*L*) perd sa chitinisisation, les crochets latéraux (*c*) se développent, tandis que la lèvre inférieure (*G*) s'effile, se chitinise fortement (*Phora bergenstammi*) et se recourbe en forme d'un crochet. Et chez les *Platypezidae*, à part les grattoirs péribuccaux, c'est la seule pièce de l'armature buccale qui est chitinisée. Elle est recourbée ici en un fort crochet, hérissé de plusieurs épines.

Elle est bien représentée chez les *Syrphinae* et a la forme d'une muraille pointue chez les *Pipunculidae*; elle est charnue enfin chez les *Lonchopteridae*.

Il faut observer ici que le groupe *Aschiza* (BECHER, 1882) forme un ensemble bien uni par la structure de l'armature bucco-pharyngienne, qui est caractérisée par le faible développement de la pièce en *H* et des crochets latéraux et par le fort développement des deux lèvres supérieure et inférieure. De même le groupe des *Hypocera* (BECHER), où on ne connaissait pas de caractères communs, forme un ensemble caractérisé par le fort développement du crochet médian ventral, au détriment de toutes les autres pièces (*Phoridae*, *Platypezidae*).

Malgré toutes les variations dans la forme de l'armature bucco-pharyngienne des larves primaires des Diptères cyclorhaphes, on y trouve facilement deux sortes de caractères : des caractères embryonnaires jeunes de cet organe et des caractères adaptatifs spéciaux, qui sont en rapport étroit avec le comportement de la larve au stade I. Tantôt l'une, tantôt l'autre catégorie prédomine. La petitesse de cet organe, sa faible chitinisisation, la réduction des pièces buccales aux seules lèvres supérieure et inférieure, sont autant de caractères jeunes et *embryonnaires* de cet organe; ce sont des caractères généraux communs à toutes les larves primaires de Diptères cyclorhaphes. Et, comme nous verrons plus loin, cette réduction complète de l'armature bucco-pharyngienne, telle que nous la trouvons chez certains parasites (*Thrixion*, *Pipunculidae*, *Hypoderma*), aux stades II et III, est

une forme primitive de cet organe. D'autre part, la spécialisation et la chitinisation des deux lèvres, l'apparition des autres pièces accessoires jusqu'aux crochets latéraux homologués à ceux du stade II, sont des caractères spéciaux secondaires adaptatifs de cette armature bucco-pharyngienne. Ces caractères adaptatifs de la larve primaire varient d'un groupe éthologique à l'autre et avec cela varie aussi l'écart qui sépare les stades I des stades II et III.

Cet écart est naturellement le plus sensible chez les formes parasites comme *Pollenia* et tous les autres *Muscidae* parasites comme les *Tachinidae* par exemple.

Il n'est pas étonnant, en effet, de trouver des différences morphologiques, même profondes dans l'appareil bucco-pharyngien, entre une larve qui, étant fixée dans l'hôte, l'exploite sur place et une larve qui doit éclore, c'est-à-dire sortir de l'œuf, se fixer sur son hôte, perforer sa peau, pénétrer à l'intérieur d'un de ses organes, sortir de ce dernier, venir contre la cuticule de son hôte, la perforer et mettre ses stigmates postérieurs en communication avec l'air libre.

Chez les larves saprophages, *Musca*, *Calliphora*, *Lucilia*, où le mode de vie larvaire reste constamment le même, on voit qu'au stade I l'armature bucco-pharyngienne traduit l'adaptation d'un organe plutôt embryonnaire; la lèvre supérieure est transformée en un crochet fonctionnel et ce système est compensé par les crochets et les écailles de la tête, indépendantes de l'armature buccale. De même, le stade primaire des *Pegomyia winthemi* mycophages a l'armature buccale faiblement développée, mais présente de forts crochets réunis en de vrais grattoirs sur la peau autour de la bouche, et ces crochets disparaissent à mesure que les pièces buccales se développent (fig. 71-73).

Chez les Acalyptères, on rencontre souvent les formes, chez lesquelles les crochets latéraux se développent de façon précoce, dès le stade I. Mais cet effacement du dimorphisme évolutif est plus prononcé chez les larves phytophages et carnivores, qui dès l'éclosion ont à vaincre les mêmes résistances que pendant tout le reste de leur vie larvaire. Ceci est particulièrement net chez les larves carnivores comme *Calliphrys riparia*, où l'armature buccale du stade I est superposable, quant à la forme et aux dimensions, à celle du stade III (fig. 80 et 81, Pl. XIV).

Ce dimorphisme s'efface aussi chez les larves des Diptères

vivipares vrais, comme les *Glossina* ou les Pupipares. Chez ces formes, l'armature bucco-pharyngienne se réduit à la pièce basilaire et aux deux lèvres, pendant les trois stades.

Il nous reste enfin à mentionner certains cas exceptionnels, comme ceux de *Mesembrina* et *Hylemyia*, par exemple, qui ont, au stade I, une structure particulière de l'armature buccale, malgré que la durée de ce stade est très courte, le stade étant presque virtuel. Ces cas ne peuvent être interprétés sans admettre que la durée exceptionnellement courte de ce stade est secondaire et que sa suppression fonctionnelle est un fait récent, qui n'a pas encore été suivi d'une modification morphologique et embryogénique corrélatives importantes.

Appareil respiratoire. — Pour l'étude de l'appareil respiratoire des larves de Diptères cyclorhaphes, — étude qui exige la connaissances préalable de l'évolution de cet organe chez les larves des Diptères orthorhaphes, — je ne peux que renvoyer à un travail spécial qui sera consacré à ce sujet. Je me contenterai seulement d'indiquer ici quelques conclusions de ce travail.

1. L'appareil respiratoire de toutes les larves de Diptères cyclorhaphes est un organe très spécialisé.

2. Il est amphipneustique aux stades II et III et métapneustique au stade I.

3. Toutes les exceptions à cette règle (*Pipunculidæ*, apneustiques au stade I; *Ocyptera brassicaria* (NIELSEN); *Hydrellia* métapneustique aux stades I, II et III; *Panzeria rudis* (NIELSEN) et *Thrixion* métapneustique aux stades I et II; *Calliophrys* et autres Anthomyides amphipneustiques aux stades I, II et III) sont secondaires.

4. La métapneusticité du stade I ne doit être regardée ni comme un caractère adaptatif de ce stade, ni comme le rappel d'une forme ancestrale ou primitive, mais tout simplement comme la forme embryonnaire jeune de cet organe dans son développement, dont le terme ultérieur est l'amphipneusticité.

Organes sensoriels. — L'évolution des organes sensoriels fera le sujet d'un chapitre spécial; je dirai seulement ici que le nombre et la répartition des organes sensoriels ainsi que des complexes qu'ils forment en se réunissant, sont rigoureusement

constants pour les trois stades. La forme des organes sensoriels reste le plus souvent la même pendant toute la vie larvaire, à l'exception des dimensions qui changent d'un stade à un autre. Et quand la forme de ces organes change pendant la vie larvaire, c'est encore pendant le passage du stade I au stade II que ce changement se produit. Nous trouvons un exemple de cette modification évolutive des organes sensoriels, chez les larves de certains Aschizes, comme les *Syrphinae* ou les *Phoridae*. Chez ces larves, les organes sensoriels du corps, au stade I, sont de simples poils : ces organes deviennent des cercles surmontant une papille plus ou moins compliquée aux stades II et III. Il est difficile de comprendre la signification de ces changements : parce que, d'une part, il est impossible d'envisager ces modifications comme les simples étapes successives du développement, d'autre part, nous ne pouvons pas parler de formes adaptatrices, étant donné notre manque complet de connaissances sur la physiologie de ces organes.

Accidents chitineux de la peau. — La peau de la larve est aussi sujette à variations pendant les trois stades successifs du développement. Ces modifications sont de plus ou moins grande amplitude et sont en rapport étroit avec les changements dans l'éthologie de la larve. Ainsi, quand le mode de vie reste uniforme, depuis l'éclosion jusqu'à la nymphose, il y a peu de modifications dans la forme des accidents chitineux de la peau. Ces modifications se réduisent à celles de la taille. Quand le mode de vie larvaire n'est pas uniforme, comme c'est généralement le cas pour les larves parasites, la peau présente des différences très grandes d'un stade à un autre. Et, pour ces organes comme pour les autres, les modifications les plus fortes se produisent toujours du stade I au stade II. La caractéristique du stade primaire consiste, suivant les cas, ou dans le fort développement des crochets, comme c'est le cas de *Pollenia* [ils facilitent à la larve de pénétrer à travers l'orifice génital mâle du Ver de terre et d'accomplir la migration printanière], ou bien dans le développement d'écailles et de plaques protectrices, comme c'est le cas des larves du groupe IV de PANTEL, qui passent par une vie libre, avant de prendre possession de leur hôte. Quelquefois le stade I se caractérise par le développement des crochets qui se groupent

en un organe à fonction déterminée (c'est le cas des crochets péristigmatiques des larves qui se fixent sur la trachée de l'hôte), ou enfin, par le développement de crochets de plaques transversales ou d'autres accidents chitineux sur la peau de la tête des larves phyto- ou mycophages, chez lesquelles ils compensent le faible développement de l'armature buccale.

CHAPITRE XIII

CARACTÈRES GÉNÉRAUX ET ORIGINE DES LARVES DES DIPTÈRES CYCLORHAPHES

Il me reste encore à dire quelques mots sur les larves des Diptères cyclorhaphes en général.

Nous devons à Fr. BRAUER la division des Diptères en Cyclorhaphes et Orthorhaphes, ainsi que ces termes eux-mêmes. C'est en 1863 qu'il a proposé, pour la première fois, cette subdivision ; mais c'est seulement en 1883 qu'il a définitivement établi ces deux groupes et les a subdivisés à leur tour.

Ces deux termes ont été repris par SCHIENER, par OSTEN-SACKEN dans ses différents essais de classification, par COQUILLET, en 1901, et tout récemment par LAMEERE (1906) et par WILLISTON (1908). Ils subsistent actuellement avec la valeur et la signification que leur avait assignées BRAUER.

Ce qu'il y a d'important dans la division de BRAUER, c'est qu'elle coïncide très bien avec les particularités morphologiques des larves de ces deux groupes ; je peux même dire que cette division des Diptères en Ortho- et Cyclorhaphes est mieux appuyée par la morphologie larvaire que par les caractères de la nymphe. En effet, BRAUER a déjà fait une restriction à son système, quand il parle des Stratiomyides (qui sont des Orthorhaphes) et des Scatopsides (qui sont des Eucéphales) se transformant à l'intérieur de la peau larvaire quoi qu'ils ne soient pas des Cyclorhaphes. Il convient de rappeler ici quelques variations dans la nymphose de Diptères. Examinons séparément les Orthorhaphes et les Cyclorhaphes.

1° Orthorhaphes. — On peut dire, avec BRAUER, que généralement les nymphes des Diptères Orthorhaphes sont libres; cependant on connaît aussi, dans ce groupe, des types qui se transforment, soit dans un cocon tissé par la larve avant la nymphose, soit dans la peau de la larve.

a) Les formes dont les nymphes sont absolument libres et nues sont de beaucoup le plus nombreuses.

b) Les *Orthorhaphes* qui se transforment à l'intérieur d'un cocon ne sont pas très nombreux; on n'en connaît guère de représentants que dans 6 familles.

Ainsi les larves des certains *Mycetophilidae* comme *Mycetophila blanda* WIMM., par exemple, se recourbent en U avant la nymphose et tissent un cocon très compact, à consistance parcheminée. Le cocon est ovale et muni d'un trou circulaire au sommet. C'est vers cette ouverture que sont dirigées les cornes prothoraciques de la nymphe.

Les larves de certains *Cecydomyidae*, aphidivores, tissent, avant la nymphose, un cocon à réseau lâche.

Les larves des *Simulidae* produisent un cocon de forme conique, qu'elles fixent sur les plantes ou les roches sous l'eau. La nymphe n'est qu'à moitié enfoncée dans ce cocon.

Les larves de certains *Dolichopidæ*, comme *Medeterus nitidus* MEIG., tissent un cocon en tout point comparable à celui de *Mycetophila blanda*. La larve, comme j'ai pu l'observer, reste pendant longtemps dans ce cocon, recourbée en U. La nymphe a son extrémité antérieure dirigée vers l'orifice, petit et de forme circulaire, par où sortent ses longues cornes prothoraciques.

Les larves de certains *Chironomidæ*, qui habitent les fourreaux gélatineux qu'elles sécrètent par leurs glandes salivaires, se transforment dans ces fourreaux en nymphe.

Enfin j'ai pu voir un phénomène analogue chez certaines larves de *Tipulidæ*, comme *Molophilus bifulatus* qui habitent aussi des fourreaux gélatineux (produits par la sécrétion salivaire) et s'y transforment en nymphe.

c) Les *Orthorhaphes*, qui se transforment en nymphes dans la peau larvaire, sont encore moins nombreux que les précédents. Il faut citer en premier lieu les *Stratiomyidæ*, qui, toutes sans exception, ont une nymphe interne. Il faut citer aussi les *Scatopsinæ* qui se transforment dans la peau larvaire, fendue dans ses

segments antérieurs ; par la fente, sort une partie du thorax de la nymphe, surmontée des cornes respiratoires prothoraciques. On connaît aussi un cas intéressant parmi les Tipulides, où la nymphe ne sort de la peau larvaire que partiellement, c'est le cas de *Dactylolabis*. Enfin, j'ai pu observer un cas tout à fait analogue, chez un Cératopogonide. *F. ocipomyia Ecorticis* Kieff, où les nymphes gardent toujours les trois derniers segments de leur corps dans la peau larvaire.

2. Cyclorhaphes. — Quant aux nymphes des Cyclorhaphes, toutes, sans exception, sont enfermées dans la peau larvaire durcie qui est le puparium.

La seule complication intéressante connue chez les Diptères cyclorhaphes est la formation d'un cocon par la larve, avant qu'elle ne se transforme en pupe ; de façon que la nymphe est entourée par deux enveloppes : le puparium et la paroi du cocon. Ceci n'a été signalé jusqu'à présent que chez quelques Anthomyides. Ainsi MACQUARD (1853) a observé la formation du cocon qui double le puparium, chez *Aricia pici* MACQ. R. BLANCHARD (1896) a confirmé cette observation. — BUSCK (1906) signale aussi l'existence d'un cocon chez *Mydæa pici* Macq. (qui est probablement identique à *Aricia pici* MACQ.). D'après PORTCHINSKY (1910), la larve de *Myospila meditabunda* F. = (*Mydæa meditabunda* F.), arrivée au terme de sa croissance, s'enfonce dans la terre et, avant de se transformer en pupe, tisse un petit sac ou cocon, aux parois duquel adhèrent des particules de terre. Enfin NIELSEN (1911) signale la formation d'un cocon chez *Mydæa anomala* JÆNN.

La seule objection qu'on peut faire au système de BRAUER ne se rapporte ni à l'endroit de sa coupure, ni à la valeur des deux groupes qui en résultent, mais aux termes qu'il a choisis. En effet les mots *Orthorhapha*, *Cyclorhapha*, qui indiquent le mode d'éclosion sont impropres, rien que par le fait qu'il s'agit du mode de rupture de deux formations chitineuses non homologues : la peau larvaire, dans le cas des Cyclorhaphes ; la peau nymphale chez les Orthorhaphes. De plus et surtout, ces deux modes d'éclosion sont loin d'être constants. DE MEIJERE (1900) a fait connaître, en effet, dans son travail sur les larves des *Lonchoptera*, une grande variété de modes d'éclosion, chez les larves cyclorhaphes. Pour

ma part, j'ai pu trouver (1911), dans la famille des Phorides, deux modes d'éclosion absolument distincts : l'un, chez le genre *Phora*, l'autre chez les *Aphiochaeta*. Chez ce dernier genre, comme d'ailleurs chez les *Lonchoptera* (DE MEIJERE 1900), l'éclosion se produit par une rupture en T, à la manière des Orthorhaphes, quoique ces deux genres sont des Diptères cyclorhaphes incontestables.

Si, à l'état adulte, les Diptères ne présentent pas toujours des caractères suffisamment nets pour les classer parmi les Orthorhaphes, plutôt que parmi les Cyclorhaphes, si, dans le mode de nymphose ainsi que dans l'éclosion, il existe quelques variations qui effacent plus ou moins les limites entre ces deux groupes, *à l'état larvaire, par contre, les caractères sont tellement nets que, sans la moindre hésitation, on décide si une larve donnée appartient aux Cyclorhaphes ou aux Orthorhaphes* ⁽¹⁾.

On peut même dire plus : les formes de transition entre la morphologie larvaire des Cyclorhaphes et celle des Orthorhaphes manquent à tel point qu'un vrai abîme sépare actuellement ces deux groupes.

Tandis que la morphologie de larves de Diptères Orthorhaphes est tellement variable qu'il est impossible de trouver les caractères communs les réunissant toutes, la morphologie des larves des Diptères Cyclorhaphes est, par contre, très homogène et il est très facile de se faire idée de la structure générale de cette larve. Voici, en effet, comment on peut caractériser une larve de Diptère Cyclorhaphé :

Le corps de la larve est composé d'une petite tête (*pseudo-cephalon*), de trois segments thoraciques et de huit segments abdominaux.

(1) On peut illustrer ceci par quelques exemples : Pendant longtemps, on ne connaissait pas la position systématique des Lonchoptérides. Ce n'est qu'après le travail de DE MEIJERE, sur les larves de cette famille, qu'on a compris les affinités de ce groupe. De même les Phorides étaient considérées tantôt comme des Cyclorhaphes (BRAUER, SCHIENER, BRUES, etc...), tantôt comme des Orthorhaphes (OSTEN-SACKEN, COQUILLET...). Les partisans de ces deux opinions ne les soutenaient qu'avec beaucoup d'hésitations et de réserves. Or, étudiant la biologie et la morphologie de ces larves, j'ai pu conclure que les Phorides sont des Cyclorhaphes incontestables. Toute leur anatomie, leur morphologie, on peut même dire leur histologie sont celles de Cyclorhaphes typiques et n'ont rien à voir avec ce qu'on sait sur les Orthorhaphes.

Quant à la signification de la forme larvaire pour les rapprochements des groupes systématiques, j'ai déjà examiné cette question dans un travail concernant la place systématique du genre *Trichocera* et je reviendrai sur cette question dans un travail spécial.

La tête, ou pseudocephalon, n'est jamais coriace ou chitinisée ; elle est, au contraire, molle et complètement rétractile. Latéralement, elle est surmontée, de chaque côté, par un complexe sensoriel antenno-maxillaire, qui n'est autre chose qu'une antenne et un palpe maxillaire rapprochés. Chacun est indépendamment en communication avec son bulbe nerveux sensitif. Deux autres organes sensitifs sont toujours présents sur la tête : 1) Une papille sensitive, qui se trouve de chaque côté, sur le bord supérieur de la dépression buccale ; le bulbe nerveux de cette papille composée se branche sur le nerf du palpe maxillaire ; 2) une paire de papilles sensitives, au niveau du bord postérieur de la dépression buccale ; ce sont les palpes labiaux.

L'organe le plus caractéristique de toutes les larves de Diptères cyclorhaphes est incontestablement l'appareil buccopharyngien, qui est généralement composé de trois parties : 1) partie basilaire ou pharyngienne ; 2) partie intermédiaire ou pièce en H et 3) les pièces buccales. La pièce basilaire est un complexe formé par le pharynx larvaire proprement dit et le sac frontal, dont la cavité est virtuelle et qui forme une charpente chitineuse solide pour l'insertion des muscles dilatateurs du pharynx. La pièce basilaire ne manque jamais et elle a toujours la même forme ; rien que sa présence suffit pour assigner à une larve sa place parmi les Diptères cyclorhaphes. La pièce intermédiaire subit quelques variations ou réductions. Les pièces buccales sont généralement en forme de deux crochets latéraux (crochets mandibulaires). Ces pièces subissent quelquefois des modifications et quelquefois elles disparaissent, étant remplacées par deux lèvres (Syrphides). On connaît quelques rares cas où l'armature buccopharyngienne est réduite à la pièce basilaire ⁽¹⁾ (larve primaire des Pipunculides, larves d'*Hypoderma*, de *Glossina* et des Pupipares).

L'intestin, surtout chez une larve âgée, est plusieurs fois plus long que le corps.

Le système nerveux central, condensé en trois masses : 2 ganglions cérébroïdes et une masse représentant toute la chaîne ventrale, se trouve chez les larves âgées dans les II^e et III^e segments thoraciques ; chez les larves jeunes il peut se trouver entre le III^e segment thoracique et le II^e abdominal.

(1) Comme les exemples le montrent, cette réduction est en rapport étroit avec le mode de vie de ces larves : parasitisme ou, ce qui est analogue, vie intra-utérine.

Les segments thoraciques et abdominaux présentent un certain nombre d'organes sensoriels en cercle ou en forme de poils, prenant naissance directement sur la peau ou surmontant des papilles et excroissances de la peau. Mais parmi tous ces organes sensoriels, il est important de signaler trois paires de bouquets de trois et rarement de quatre poils sensitifs, qui se trouvent sur la face ventrale des trois segments thoraciques. Chacun de ces segments possède un de ces bouquets, à l'endroit où aboutit le pédoncule du disque imaginal de la patte. Ce sont les vestiges sensitifs des pattes ambulatoires disparus ⁽¹⁾.

La larve passe généralement par trois stades morphologiquement distincts séparés par deux mues.

L'appareil respiratoire est toujours spécialisé : la larve est métapneustique au stade I, amphipneustique aux stades II et III. A chaque mue, l'appareil buccopharyngien subit la plus grande croissance.

Comme caractère intéressant, on peut citer aussi la pédonculation des disques imaginaires de la tête, des pattes, des ailes et des balanciers.

La larve se transforme en nymphe dans la peau larvaire rétractée et durcie, qui forme ce qu'on appelle une *pupa coarctata* ou tout simplement un *puparium*.

La nymphe respire par une paire de stigmates prothoraciques, ou cornes prothoraciques, qui font souvent saillie à l'extérieur du puparium, à travers une paire de taches — point de faible résistance de la chitine, que ces cornes perforent, au cours de certains mouvements qui accompagnent la formation de la nymphe.

L'éclosion se produit suivant une ligne de faible résistance, qu'on peut déjà reconnaître dans la peau de la larve. Cette ligne est, ou circulaire, ou latérale ou en T.

Avec tous ces caractères il est impossible de se tromper, quand il s'agit de reconnaître si une larve est cyclorhaphé ou non.

Quand on étudie les larves de Diptères cyclorhaphes on est toujours frappé par l'uniformité de leur structure. Cette uniformité va quelquefois si loin que ce n'est que par des caractères de détail qu'on arrive à distinguer deux larves appartenant à

(1) Cf. Ch. XIV.

deux familles ou groupes différents. D'autre part, nous savons, par tout ce qui précède, qu'il n'y a peut-être pas un autre groupe zoologique présentant une diversité biologique aussi grande que c'est le cas pour les larves de Diptères cyclorhaphes ! Nous avons donc parmi les Diptères deux grands groupes : les *Orthorhaphes* gardant la structure caractéristique générale des larves d'Insectes, n'ayant pas une grande diversité biologique, présentent une grande variété morphologique ; et les *Cyclorhaphes*, ayant une structure larvaire particulière, très spécialisée et très différente de toutes les formes connues parmi les Insectes, ayant une diversité d'habitats considérable, sont très uniformes morphologiquement. Comment expliquer ce fait ? Comment expliquer cette ressemblance frappante entre les larves parasites carnivores, phytophages, prédatrices, saprophages et les larves qui passent leur vie dans l'utérus de la mère ?

La seule explication qu'on peut donner de ces faits est de supposer que toutes les larves de Diptères cyclorhaphes que nous connaissons actuellement ont passé dans leur évolution par quelques conditions de vie analogues et spéciales qui sont peut-être l'origine de leur forme si particulière.

Quelles peuvent alors être ces conditions de vie ?

Je crois que c'est le parasitisme (s. l.). Ceci n'a rien d'impossible ; il suffit de considérer pour cela que tout ce grand nombre de formes à adaptation parasitaire, qu'on connaît parmi les Diptères, est exclusivement localisé chez les Diptères cyclorhaphes ; le parasitisme chez les *Orthorhaphes* est un fait très rare.

L'hypothèse de l'origine parasitaire des *Cyclorhaphes* peut encore être appuyée par le fait que la larviparité ou la pupiparité qui, à plusieurs égards, se rapproche du parasitisme, est exclusivement limitée aux Diptères cyclorhaphes. Enfin, c'est seulement parmi ces derniers qu'on trouve cette énorme faune des saprophages animaux et des espèces qui produisent les myiases ; ces dernières qui forment une sorte de transition entre les larves parasites à longue période terminale de saprophagie et les larves purement saprophages.

Il serait donc possible que toutes les larves de Diptères cyclorhaphes qui sont libres actuellement ne le soient que secondairement ; elles se seraient réadaptées à cette vie libre, par des moyens qu'elles ont acquis après leur passage par la vie parasi-

taire. La forme particulière d'une larve cyclorhappe libre serait donc une illustration de plus de la loi de l'irréversibilité de l'Evolution ⁽¹⁾ (D. Keilin, 1913 a).

CHAPITRE XIV

SUR LA SIGNIFICATION ORIGINELLE ET L'ÉVOLUTION DE CERTAINS ORGANES SENSORIELS DES LARVES DE DIPTÈRES

Au cours de mes recherches sur les larves des Phorides (1911 a), j'ai constaté que chaque segment du corps de ces larves présente un certain nombre de formations chitineuses, parmi lesquelles les unes sont en rapport avec les rameaux nerveux qui traversent l'hypoderme et sont incontestablement des organes sensoriels, tandis que les autres sont de simples accidents chitineux superficiels, dépourvus d'aucune sensibilité.

Dans le même travail, j'ai constaté que le nombre et la répartition de ces organes sensoriels, ainsi que leur forme, sont constantes pour chaque espèce du genre *Phora*. Si l'on compare les différentes espèces de ce genre (*Phora*, 1^{er} groupe de ce travail), on ne voit qu'une très faible différence dans la forme et la dimension de ces organites ; quant à leur nombre et à leur répartition, on ne trouve aucune différence entre *Phora bergenstammi* et *Ph. helicivora (maculata)*, par exemple. D'autre part, en compa-

(1) L'évolution des larves des Diptères cyclorhappes n'est pas sans analogie avec celle qu'on peut supposer pour les Nématodes. Ces derniers, qui forment un groupe à affinités obscures, se caractérisent justement par un grand nombre de formes parasites. Or, fait important, le parasitisme et la saprophagie chez les Nématodes ne sont pas liés à une morphologie spéciale. Au point de vue anatomique, c'est un groupe parfaitement homogène. C'est d'ailleurs le seul groupe zoologique où on connaît à la fois des formes parasites constantes, d'autres parasites seulement dans le sexe femelle, les mâles étant libres, d'autres qui présentent des alternances de générations parasites et de générations libres ; des formes qui passent successivement pendant l'évolution individuelle par les phases parasites et libres ; enfin des formes constamment libres. Leur constitution spéciale et ces cas fréquents de parasitisme indiquent qu'il s'agit ici d'un groupe profondément modifié par le parasitisme et dont les formes libres ne le sont probablement que secondairement.

rant les différentes espèces des deux genres *Phora* (= 1^{er} groupe) et *Aphiochaeta* (2^e groupe), on voit que, malgré la grande différence dans la forme et structure des organes sensoriels, il est très facile de les homologuer : parce que le nombre respectif des différents organes sensoriels et leur répartition dans les deux genres sont absolument identiques ; si certains de ces organes

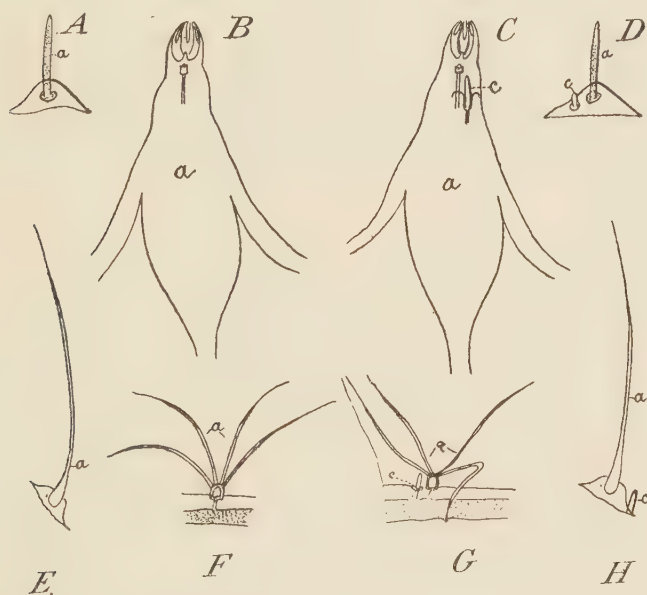


Fig. XIX. — Organes sensoriels des larves de Phorides : A organe sensoriel *a* de la larve primaire d'*Aphiochaeta rufipes* ; B le même organe au stade III ; C complexe de l'organe *a* et *c* au stade III ; D le même complexe au stade I ; *Phora bergenstammi* : E organe *a* au stade I ; F le même organe au stade III ; G complexe *a* + *c* au stade III ; H le même complexe au stade I.

sensoriels se réunissent pour former des complexes sensitifs, ces derniers se présentent sur le corps des larves de ces deux genres, en nombres égaux et ont la même disposition. Ainsi un des organes sensoriels, qui sont généralement placés sur la face dorsale des larves de Phorides, organe que j'ai désigné dans mon travail par la lettre *a*, est en forme d'un bouquet de quatre longs poils flexibles dans les espèces du genre *Phora* (F, fig. XIX) : *Phora bergenstammi*, *Ph. excisa*, *Ph. maculata*, etc. ; ce même organe

a la forme d'une forte papille conique, avec une dépression au sommet chez les espèces du genre *Aphiochaeta* (B) : *A. rufipes*, *A. ruficornis*, *A. pusilla*, etc... A l'organe sensoriel *a* s'ajoute, sur les segments thoraciques un bâtonnet, dont la base communique aussi avec le rameau nerveux. Ce bâtonnet, que j'ai désigné par la lettre *c*, ne se trouve en rapport qu'avec les organes *a* les plus latéraux ; et cela se passe chez le genre *Phora* (G) aussi bien que chez *Aphiochaeta* (C). De la même façon, j'ai pu homologuer d'autres organes sensoriels de ces deux genres ; cela m'a permis d'écrire une formule de la disposition de tous ces organes sensoriels chez les larves de ces deux genres. Pour n'en citer qu'un exemple pris au hasard, je choisirai les organes sensoriels de la face dorsale d'un segment thoracique :

I.	ca a a ac
II.	ca a a a a ac
III.	ca a a a a ac

J'ai montré enfin, dans le même travail, que tous ces organes sensoriels de formes si différentes chez les larves de *Phora* et *Aphiochaeta* au stade III et II ont la même constitution dans les deux genres au stade I. Ainsi l'organe *a*, chez les larves primaires des *Phora* et *Aphiochaeta*, a la forme d'un simple poil, qui est seulement plus long et plus flexible chez les larves du genre *Phora* (E) et plus court et rigide chez celles du genre *Aphiochaeta* (A) ; et ces poils, comme au stade III, forment les complexes avec le batonnet *c* (D et II). Depuis la publication de ce travail, j'ai pu étudier les organes sensoriels chez les larves de beaucoup d'autres Diptères ; j'ai constaté partout que les organes sensoriels sont constants, non seulement pour les espèces ou les genres, mais même pour les grandes familles comme les *Syrphidae*, *Trypetidae* et *Anthomyidae*. Quant aux *Syrphidae* (fig. XX), les organes sensoriels dorsaux, qui correspondent aux organes *a* des *Phoridae*, passent ici, comme chez les *Phoridae*, par deux formes successives distinctes : elles sont en forme de poils simples au stade I (B et C) et en forme de cercles qui surmontent les papilles aux stades II et III (A et D).

Sans entrer dans le détail de la constitution de ces organes sensoriels, on peut les répartir, chez les larves de Diptères, en

trois groupes : les organes sensoriels en poils, en bâtonnet épaissi à l'extrémité libre et en cercles, sortes de fossettes de la cuticule larvaire. Quant aux organes sensoriels qui ont la forme de grandes papilles (Syrphines, Phorides, etc...), ils ne doivent pas être considérés comme un groupe distinct ; la papille n'est qu'une surélévation de la peau, dont un point seulement est en

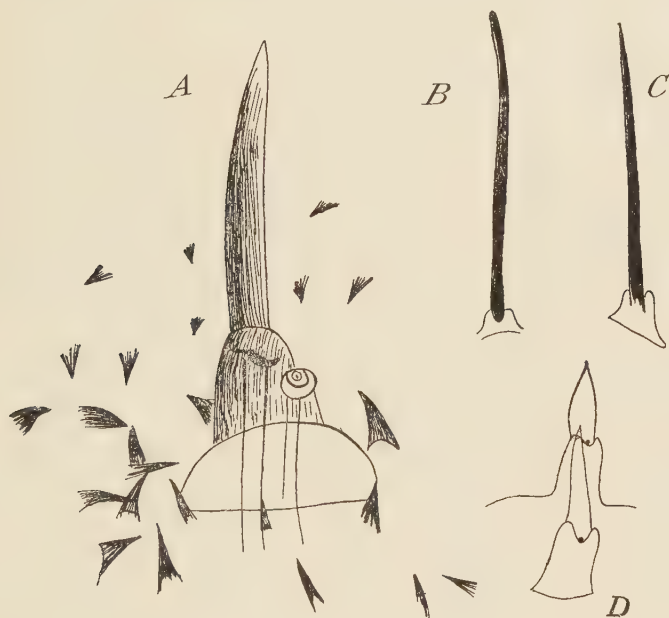


Fig. XX. — Organes sensoriels des Syrphides : *Syrphus pysastri* : A stade III ; B stade I ; *Syrphus ribesii* : C stade I ; D les stades II et III emboîtés, $\times 260$.

rapport avec le nerf et ce point présente toujours, soit un poil, soit un bâtonnet, soit une fossette circulaire.

Il est intéressant de remarquer que, tandis que les Diptères orthorhaphes ont surtout des organes sensoriels en poils, les Diptères cyclorhaphes en ont surtout en forme de cercles, et parmi les Diptères cyclorhaphes, les Holométopes (*Acalyptera*) ont encore beaucoup d'organes sensoriels en forme de poils, tandis que les Cyclorhaphes schizométopes sont presque dépourvus d'organes sensoriels piliformes, tous ces organes étant remplacés par de petites fossettes sensibles.

Organes sensoriels vestigiaux des pattes. — Parmi tous les organes sensitifs larvaires, il en est un qui mérite une attention toute particulière ; c'est le plus constant chez les larves de Diptères et il persiste encore, sous forme de *poils* sensitifs, chez les larves qui ne possèdent plus aucun autre organe sensitif piliforme.

J'ai décrit cet organe, pour la première fois, chez les larves de Phorides. Je l'ai désigné par la lettre *d* ; il a la forme d'un bou-

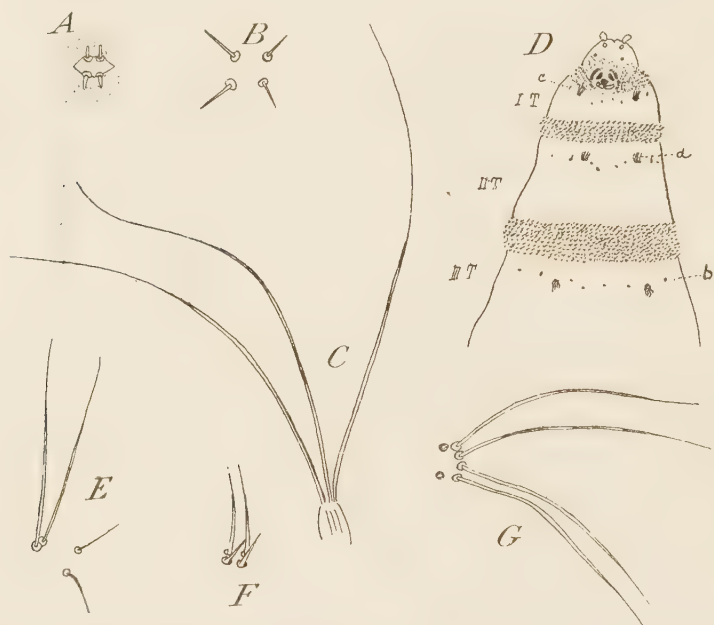


Fig. XXI. — Organes sensoriels vestigiaux des pattes : A de *Sciara* ; B de *Mycetophila blanda* ; C de *Graphomyia maculata* ; E. de *Rhyphus fenestralis* ; F. de *Trichocera hiemalis* ; G. de *Phora bergenstammi* ; D organes sensoriels de la face ventrale des segments thoraciques de la larve de *Phora bergenstammi* ; I T, II T, III T les trois segments thoraciques ; d organe vestigial de la patte ; b organe sensoriel en cercle ; c organe sensoriel en bâtonnet.

quet de quatre poils. Une paire de ces bouquets existe sur la face ventrale (pleurale) de chaque segment thoracique. Il y en a donc trois paires qui se trouvent sur de petites saillies chez les larves du genre *Phora* (*d*, D, fig. XXI) ; les poils qui les composent sont longs et flexibles (*G*), ils sont, au contraire, insérés sur la surface plate de la peau, chez les larves d'*Aphiochaeta* et les

poils sont ici très courts et très-rigides. Quant à leur forme, elle ne change pas pendant les trois stades larvaires.

Depuis la publication de mon travail sur les Phorides, j'ai pu constater que cet organe sensoriel *d* est loin d'être spécial à ces larves de Phorides, ou rare. Au contraire, toutes les larves de Diptères que j'ai examinées m'ont montré ces organes, toujours composés de trois ou quatre poils et occupant toujours la même position. Ayant ainsi examiné un très grand nombre de larves, appartenant à des familles différentes, j'ai essayé d'interpréter la signification de cet organe et, dans une note consacrée à ce sujet (1911 *b*), après avoir donné la liste des larves examinées, j'ai conclu « que les formations pleurales des segments thoraciques, représentées par trois ou quatre poils sensitifs, plus ou moins rapprochés par leur base, existent chez toutes les larves de Diptères, aussi bien Cyclorhaphes qu'Orthorhaphes. Elles existent aussi bien chez les larves libres, ayant les habitats les plus divers, que chez les larves parasites des plantes (*Agromyzinae*) et des animaux (*Oestridae*, *Pollenia*). Ces formations sont toujours placées dans le voisinage immédiat des disques imaginaires des pattes ; ne seraient-elles pas un dernier vestige des pattes larvaires ? Cette hypothèse paraît vraisemblable, car, si l'on examine des larves à pattes très rudimentaires, telles qu'on en trouve dans certaines familles de Coléoptères (*Larinus maculosus*, *Balaninus nucum* et autres), on voit ces rudiments, sous forme de petits mamelons, incapables de servir à la locomotion, et néanmoins surmontés de poils sensoriels. Ainsi la patte des larves d'*Insectes*, organe à la fois ambulateur et sensitif, pourrait disparaître en tant qu'organe ambulateur, mais persisterait toujours en tant qu'organe sensoriel. »

L'étude de plusieurs autres larves de Diptères que j'ai examinées, depuis la publication de cette note, n'a fait que confirmer les résultats énoncés plus haut ⁽¹⁾. Je crois pourtant avoir trouvé une exception dans la larve âgée de l'*Hypoderma bovis*, chez laquelle je n'ai pas constaté l'organe *d* ; ces organes sont ici ou très petits, ou peut-être même sont-ils remplacés par des organes en cercles ; dans ce cas nous sommes en présence d'une larve complètement dépourvue d'organes sensoriels piliformes.

(1) Ceci a été confirmé plus tard par GRANDI (1914) pour *Aphiochaeta xantina* SPEIS et par KIESELBACH (1914) pour les larves de *Musca* et *Calliphora*.

Il est possible que d'autres larves parasites très spécialisées soient aussi dépourvues de cet organe *d*.

Dans ma note précédente, j'ai remarqué déjà que les poils sensoriels *d* sont toujours au voisinage immédiat des disques imaginaux des pattes. Je puis préciser maintenant davantage.

Ces organes sont en rapports intimes avec les disques imaginaux des pattes ; ils se trouvent toujours à l'endroit où ces dis-

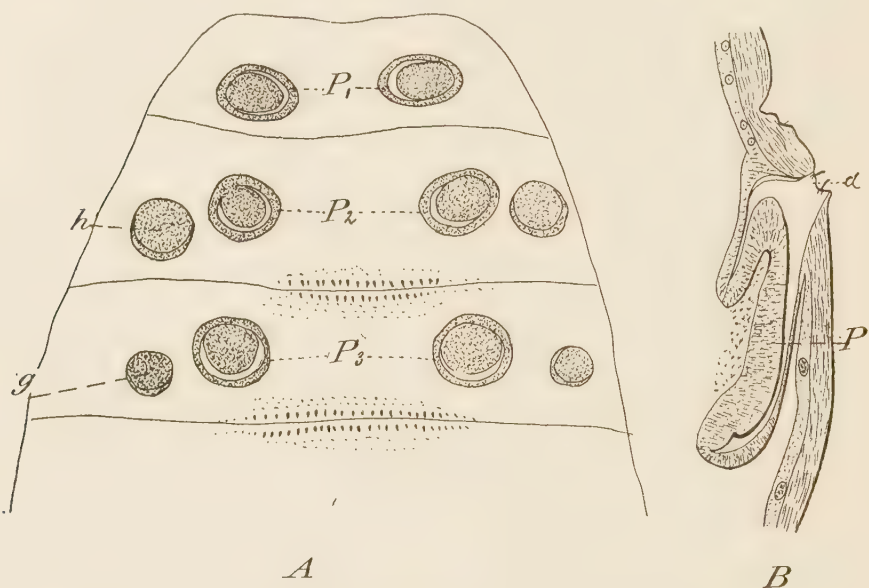


Fig. XXII. — A gauche, disques imaginaux de trois paires de pattes (P_1, P_2, P_3) des ailes *h* et du balancier *g*, vus de face, chez la larve de *Mycetophila blanda*. A droite, le disque imaginal de la patte coupé longitudinalement *P* avec l'organe sensoriel *d*.

ques sont attachés à la peau larvaire, autrement dit au point où s'ouvrent les disques imaginaux des pattes (*B*, fig. XXII). Si cela est facile à voir chez les formes larvaires des Orthorhaphes (*Mycetophila* par ex., où les disques sont sessiles (*A*, fig. XXII), il en est tout autrement pour les Cyclorhaphes où les disques sont longuement pédonculés. Chez ces dernières l'étude des coupes ne donne pas de résultats sûrs quand on essaie de suivre les pédoncules des disques imaginaux de pattes, à cause de la minceur de ces pédoncules. L'étude *in vivo*, sur les préparations *in toto*, est très difficile à faire, parce qu'on est

exposé à confondre les pédoncules des disques avec les différentes brides musculaires, les nerfs ou les rameaux trachéens qui, en grand nombre, se superposent dans les segments thoraciques. J'ai réussi pourtant à préciser les rapports entre les disques imaginaires des pattes et les organes sensoriels *d*, chez une larve transparente et suffisamment grande de *Pegomyia brassicae*. Comme la figure XXIII le montre, tous les disques imaginaires des pattes se trouvent dans le segment métathoracique (D_1 , D_2 , D_3); tandis que les pédoncules des disques des deux premières paires de pattes sont allongés, droits et vont, parallèlement à l'axe du corps, s'insérer sur le milieu des 1^{er} et 2^e segments thoraciques (d_1 , d_2) les pédoncules des disques de la troisième paire des pattes sont au contraire recourbés, obliques et se dirigent de l'extérieur, où sont ces disques, vers l'intérieur, leur point d'insertion (d_3). Mais ce qui est particulièrement intéressant, c'est qu'à l'endroit où les pédoncules de ces trois paires de disques aboutissent à la peau larvaire, juste à l'endroit où se termine le canal virtuel de ces pédoncules (ρ), se trouve le petit bouquet de trois poils qui est l'organe *d*.

La présence générale de cet organe sensoriel *d*, chez toutes les larves de Diptères, la constance de sa forme et de sa constitution, sa position exclusive sur la face ventrale des segments thoraciques, et enfin ses rapports avec les disques imaginaires des pattes, même quand ces dernières sont longuement pédonculées, montrent, en toute évidence, qu'il s'agit d'un vestige sensitif de la patte thoracique disparue. Je peux ajouter encore que cette interprétation de l'organe *d* s'est trouvée confirmée par M. PÉREZ, au cours de ses études sur l'évolution des disques imaginaires en général (1911).

On sait en effet que, parmi les larves des Insectes holométaboles, les unes sont pourvues des pattes thoraciques articulées, tandis que les autres sont complètement apodes. Tandis que, chez les premières, au cours de la métamorphose, « par un processus de mue compliqué de remaniement plus ou moins intense, la patte larvaire se transforme en patte imaginaire », chez les dernières, la patte imaginaire est une néoformation qui préexistait, sous forme de disques imaginaires. Le disque imaginal n'est « qu'une ébauche, dérivée de l'hypoderme embryonnaire et invaginée en profondeur dans une sorte de cavité amniotique ».

Entre ces deux cas extrêmes, présence et absence des pattes, il existe toute une série des formes de transition : les unes ont de petits moignons des pattes encore articulés, mais incapables

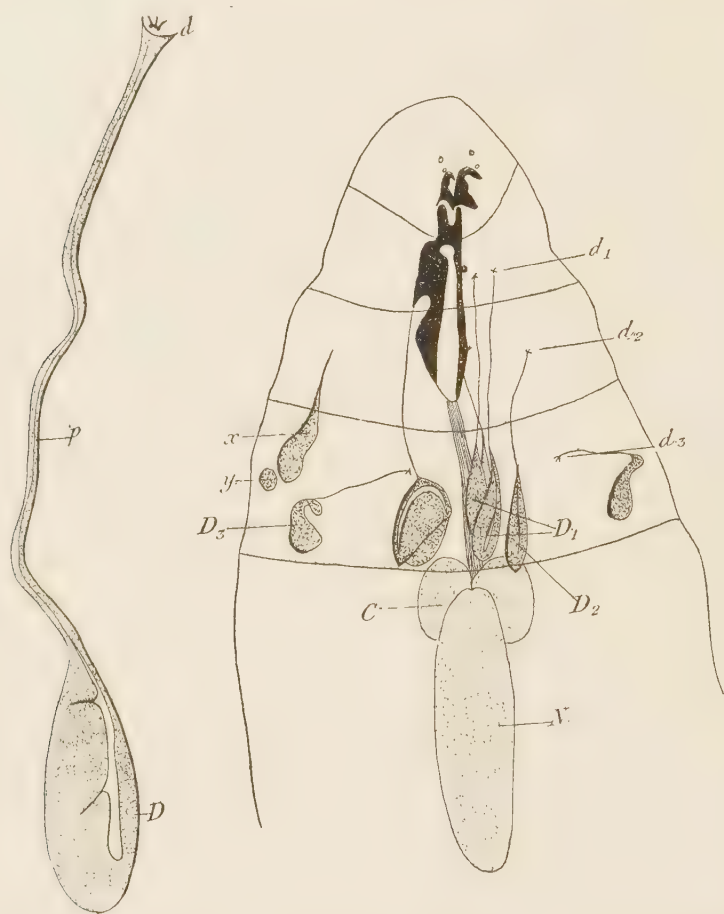


Fig. XXIII. — A droite, la larve de *Pegomyia brassicae*, montrant les disques imaginaires des pattes : D_1 , D_2 et D_3 des ailes X , du balancier y ; d_1 , d_2 , d_3 , organe sensoriel vestigial des pattes ; C cerveau ; N chaîne ventrale $\times 36$.

A gauche, le disque imaginal D de la première paire de pattes avec son pédoncule et son organe sensoriel d $\times 112$.

de servir à la locomotion ; les autres, ayant perdu leurs pattes articulées, présentent pourtant, aux endroits des pattes disparues, des saillies ventrales plus ou moins grandes, quelquefois

chitineuses et surmontées par les organes sensoriels piliformes. Ces organes sensoriels sont incontestablement les mêmes qui étaient sur les pattes ; mais, à mesure que la patte se réduisait, ils se sont rapprochés de plus en plus entre eux et ont fini par prendre leur insertion sur la même surface horizontale. Comme exemple de son étude sur l'évolution des disques imaginaires des pattes, PÉREZ a choisi une de ces larves apodes *Phytonomus adspersus* Fabr., dont les pattes ne sont représentées que par des mamelons un peu saillants. Les coupes passant par la région des mamelons, chez les larves jeunes, ne montrent pas de disques imaginaires. L'hypoderme de ces mamelons ne présente rien de particulier ; elle est seulement composée de cellules un peu plus hautes et chevauchant un peu les unes sur les autres.

Comme les figures XXIV le montrent, l'hypoderme de ces mamelons est traversé par des cellules ganglionnaires *n* et trichogènes, qui sont en communication avec les forts poils sensoriels (*p*). D'après PÉREZ « c'est seulement au cours de la vie larvaire (fig. 2 et 3) que peu à peu se fait sur le pourtour du mamelon un refoulement d'invagination qui isole un bourgeon proliférant d'appendice, et l'enveloppe d'un rudiment de membrane péripodale. A la fin de la vie larvaire la prolifération épithéliale du bourgeon de la patte, résultant des divisions Caryocinétiques répétées de ses cellules, amène un plissement en accordéon de l'épithélium, et on arrive ainsi à un aspect assez analogue à celui des disques imaginaires typiques. Cependant il persiste toujours un orifice d'invagination largement ouvert, et la membrane péripodale ne forme autour du bourgeon qu'une sorte de volve, ou de cupule, dont l'appendice pourra facilement sortir au moment de la nymphose.

Ces faits méritent à plusieurs titres de retenir l'attention. Ils nous présentent, s'étendant sur tous les âges larvaires, la formation d'un bourgeon d'appendice par un processus assez analogue à celui qui, chez la plupart des larves apodes, a lieu d'une façon précoce pendant la vie embryonnaire. Mais le bourgeon, au lieu de s'isoler en profondeur par une invagination hâtive, reste en contact avec la cuticule, et nous assistons même dans ce complexe morphologique unique à une disjonction des cellules hypodermiques suivant deux adaptations diverses : les unes,

comme celles des poils, se spécialisent pour une fonction larvaire actuelle, et grandissent au fur et à mesure que la larve avance en âge ; les autres, la majorité, gardent leur taille initiale,

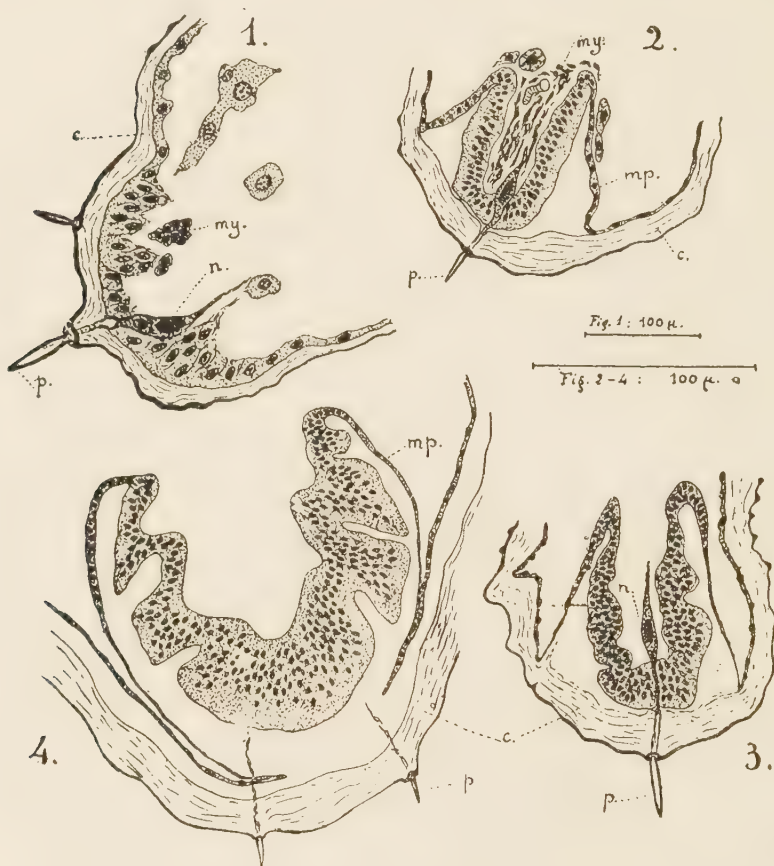


Fig. XXIV. — Bourgeons des pattes chez le *Phytonomus adspersus* (d'après CH. PÉREZ).

1, Jeune larve ; 2 et 3, larve d'âge moyen ; 4, larve adulte. — *c* cuticule chitineuse ; *mp* membrane péripodale ; *my* myoblastes ; *n* cellule ganglionnaire du poil ; *p* poil sensoriel.

et se multiplient, se caractérisant ainsi comme éléments imaginaires. Il y a là, semble-t-il, une illustration particulièrement nette de l'homologie des disques imaginaires avec les pattes bien développées d'une larve campodéiforme, un aperçu de la

manière dont on peut imaginer le processus phylétique de l'atrophie de la patte, et une confirmation de l'hypothèse récemment suggérée par KEILIN pour homologuer, chez les larves de Diptères, certaines terminaisons sensorielles à des vestiges de pattes disparues. »

On peut ajouter que la pédiculisation de disques imaginaux des pattes et leur développement précoce chez les larves de Diptères nous indique que l'état apode, chez les larves de ce groupe

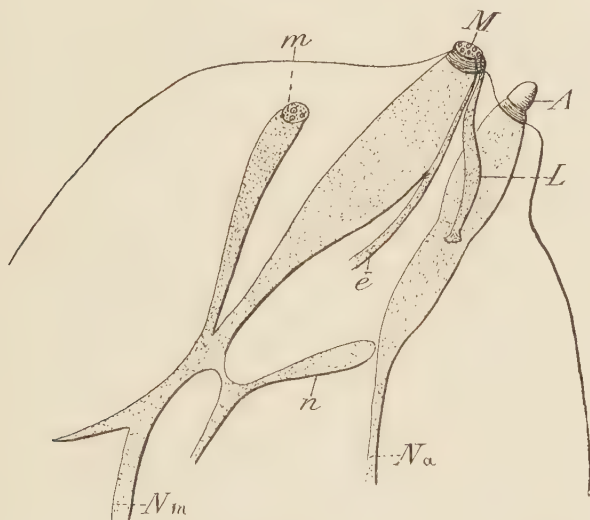


Fig. XXV. — Complexe sensoriel de la tête de la larve de *Drosophila* avec ses rameaux nerveux. *A* antenne ; *M* palpe maxillaire ; *m* deuxième partie du palpe maxillaire ; *L* bulbe nerveux qui prend naissance sur le bulbe antennaire et qui aboutit à la base d'une des papilles du palpe maxillaire ; *e* un autre nerf qui aboutit dans le palpe maxillaire ; *Na* les nerfs antennaires ; *Nm* nerf du palpe maxillaire ; *n* un rameau nerveux de ce dernier. $\times 320$.

est très ancien ; cela concorde bien avec la spécialisation des vestiges sensoriels des pattes chez ces larves (où ils sont toujours représentés par des bouquets de trois ou quatre poils rattachés par leurs bases).

Organes sensoriels céphaliques. — De tout ce qui précède, il est intéressant de rapprocher les résultats qui se dégagent de l'étude des organes sensoriels de la tête.

Pendant très longtemps, on considérait les larves des Diptères cyclorhaphes comme des êtres réellement dépourvus de tête (d'où le nom larve *acéphale* donné aux asticots) et on s'est fort peu préoccupé des organes sensoriels de ce moignon antérieur, rétractile à l'intérieur du corps.

Ce n'est qu'après les travaux de WEISMANN (1864) et de LOWN (1895), qu'on a compris que la tête de certaines larves de Diptères cyclorhaphes présente des organes sensoriels homologuables aux antennes et aux palpes maxillaires. C'est surtout à WANDOLLECK (1898) que vient le mérite d'avoir généralisé la présence de l'antenne et du palpe maxillaire chez les larves de Cyclorhaphes. On sait maintenant que la tête d'une larve, dite acéphale, se termine latéralement par un complexe sensitif, composé d'une antenne et d'un palpe maxillaire.

On connaît la forme générale de ces organes et on sait qu'à la base de chacun d'eux se trouve un fort bulbe nerveux sensitif; on sait que le bulbe maxillaire est réuni par un fort cordon nerveux avec le ganglion sous-œsophagien, tandis que la masse nerveuse de l'antenne communique avec le ganglion supraœsophagien. C'est à cela que sont réduites nos connaissances sur les organes sensoriels de la tête des larves de Diptères cyclorhaphes.

Travaillant sur les larves de Phorides (1911), j'ai constaté que ces larves, en outre de l'antenne et du palpe maxillaire, présentent, sur leur tête, toute une série d'autres organes sensoriels, que je me suis contenté de décrire, en les désignant par les lettres *c*, *f*, etc...

Depuis la publication de ce travail, les nombreuses larves de Diptères cyclorhaphes que j'ai examinées m'ont montré, toutes sans exception, outre les organes antennaire et maxillaire, la présence d'un certain nombre d'autres organes sensoriels. Mais, parmi ces derniers, les uns existent seulement dans certaines espèces, certains genres ou quelquefois certaines familles, tandis que les autres sont tout à fait généraux, pour toutes les larves des Diptères cyclorhaphes. Tels sont les deux organes que j'ai décrits jadis chez les larves de Phorides en les désignant par les lettres *c* et *f* (fig. II, *l. c.*). L'organe *c* est en forme de saillie vésiculeuse, surmontée de deux ou trois papilles sensibles; il se trouve toujours sur la face ventrale de la tête, en arrière du palpe

maxillaire, de chaque côté du point antérieur de la dépression buccale. Un rameau nerveux de calibre assez important part du nerf maxillaire (*Nm*, fig. XXV) et donne, à la base de cet organe (*m*, fig. XXV), un fort bulbe nerveux sensitif. Cela rend possible la supposition que l'organe sensitif *c* (fig. 81, 82, pl. XIV, 89, pl. XV, 93, pl. XVI), fait partie du palpe maxillaire ⁽¹⁾.

L'organe sensoriel *f* se trouve à la limite postérieure de la face ventrale de la bouche. C'est un organe pair, qui, chez les *Phorides*, se présente sous forme de deux grosses vésicules, masquant l'entrée de la bouche et dont chacune est surmontée de deux papilles sensitives. Mais la forme de cet organe varie beaucoup ; tandis que, chez certaines larves, comme *Pollenia*, il est réduit à une simple paire de papilles sensitives, chez les larves de *Anthomyides* carnivores, comme *Phaonia*, *Calliophrys* (fig. 80, 81), *Allognota*, *Graphomyia*, il est au contraire très allongé, de forme cylindrique ou conique et terminé par une petite soie ou par un bâtonnet sensitif. Chez la larve de *Graphomyia*, la soie qui le surmonte est très allongée.

La constance de cet organe et surtout sa position permet de le comparer au palpe labial, qui existe sous forme plus ou moins développée chez les larves des Diptères orthorhaphes (*Scatopsides*, *Psychodides*, *Ptychoptérides*, *Trichocérides*, *Rhyphides*, etc....).

D'autre part, si l'on examine sur le vivant le complexe antenno-maxillaire (fig. XXV), on voit que le bulbe nerveux de l'organe antennaire est un peu étranglé vers le milieu et, de cet étranglement, part un rameau nerveux très large (*L*), une sorte de bulbe secondaire, qui se dirige vers la partie périphérique du palpe maxillaire (*M*) et aboutit à la base d'un certain nombre des papilles sensitives. J'ai rencontré cette disposition chez les larves des *Phoridae*, *Anthomyidae*, *Muscidae*, *Drosophilidae*, *Sepsidae*, *Heteroneuridae* et il me semble que c'est un fait général pour toutes les larves des Diptères cyclorhaphes. Il est possible qu'il repré-

(1) On sait en effet que la maxille, chez les larves eucéphales par exemple, est composée de deux parties : palpe maxillaire et maxille proprement dite ; mais la maxille proprement dite n'a généralement pas chez les larves de Diptères, une fonction masticatrice ou même préhensile. Elle est presque toujours charnue et présente beaucoup d'organes sensoriels, dont un certain nombre sont groupés et en communication avec un bulbe nerveux assez volumineux, qui se branche sur le nerf du palpe maxillaire (exemple : *Trichoceres*, *Rhyphus*, *Mycetobia* etc....).

sente les organes sensoriels de la lèvre supérieure de la larve, qui se sont spécialisés et se sont groupés avec les papilles du palpe maxillaire. On peut rapprocher de ces papilles périphériques du palpe maxillaire, un organe sensitif, qui se trouve quelquefois isolé entre le palpe maxillaire et l'antenne et que j'ai décrit chez l'*Aphiochaeta rupipes* Meig. (c c. fig. 34 l. c.). Cette interprétation semble être plus exacte que celle que j'ai donnée de cet organe dans mon travail sur les Phorides, d'autant plus que

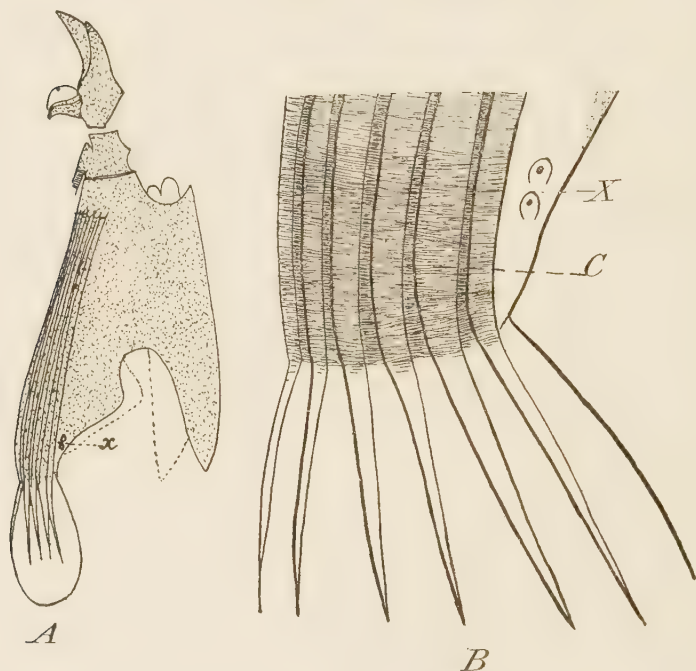


Fig. XXVI. — *A* Armature bucco pharyngienne de la larve tertiaire du *Musca domestica*, montrant l'organe *X* $\times 50$. *B* organe *X* et la région de cotes *C* de l'armature pharyngienne qui l'entoure $\times 260$.

l'organe *c*, auquel j'ai homologué l'organe *cc*, existe aussi chez les larves d'*Aphiochaeta* et occupe la même place que chez les larves du genre *Phora*.

Il me reste à signaler encore un organe qui semble être sensitif. En regardant l'armature bucco-pharyngienne d'une larve d'un Diptère cyclorhappe, vue de profil (*A*, fig. XXVI), on remarque, sur la pièce basilaire, dans la partie postérieure ventrale, un peu

au-dessus du niveau où le pharynx passe vers l'œsophage, deux petites dépressions circulaires (*x*) à bords réguliers, très rapprochées l'une de l'autre. J'ai pu voir cet organe chez les larves de *Phora*, *Aphiochaeta*, *Microdon*, *Eumerus*, *Musca*, *Calliphora*, *Pegomyia*, *Muscina*, *Homalomyia*, *Nemopoda*, etc... Cet organe, plus ou moins marqué par la chitinisisation de la pièce basilaire, semble exister chez toutes les larves de Diptères cyclorhaphes. Sur une coupe passant par lui, on voit réellement qu'il existe une dépression chitineuse qui s'enfonce dans la lumière du pharynx et où pénètrent les cellules hypodermiques sous-jacentes. L'opacité de cet endroit ne m'a pas permis de suivre, sur la larve *in toto*, un rameau nerveux pénétrant dans cet organe ; pourtant sa forme et celle des cellules hypodermiques rendent plus que probable la supposition qu'il s'agit d'un organe sensoriel. Je ne fais que le signaler ici et je me propose de l'étudier de plus près dans l'avenir.

La tête d'une larve d'un Diptère cyclorhappe présente donc les organes sensoriels suivants : 1) les antennes, 2) les palpes maxillaires, 3) l'organe *c*, qui fait probablement partie du palpe maxillaire, 4) les palpes labiaux (*f*), 5) l'organe *x*. L'étude des coupes (fig. XVIII) de la tête permet d'ajouter encore deux autres organes sensoriels de 6) l'hypopharynx (*hy*) et de 7) l'épi-pharynx (*ep*). *On voit donc que, malgré les grandes modifications subies par la tête d'une larve d'un Diptère cyclorhappe, malgré la modification profonde de toutes les pièces buccales qui sont peut-être des néoformations n'ayant rien à faire avec les pièces primitives, la formule sensorielle de la tête semble être aussi complète que celle de toutes les autres larves de Diptères.* Nous sommes donc ici en présence d'un fait de tous points analogue à celui de la persistance de l'organe sensoriel à l'endroit où ont disparu les pattes thoraciques.

Nous pouvons donc conclure, pour les larves de Diptères en général, que tous les organes qui disparaissent en tant qu'appendices, persistent et se spécialisent en tant qu'organes sensoriels.

RÉSUMÉ

I. — Biologie et cycle évolutif de *POLLENIA RUDIS*

1. *Pollenia rudis* est un *Calliphorinae* très répandu dans le monde entier, faisant souvent des apparitions en très grand nombre ; son cycle évolutif était complètement inconnu.

2. La larve de *Pollenia rudis* vit en parasite dans les vésicules séminales de l'*Allolobophora chlorotica* SAV. ou d'*A. rosea* SAV.

3. L'évolution de cette larve est la suivante : la femelle de *P. rudis*, vers la fin d'août ou le commencement de septembre, pond, dans la terre, des œufs renfermant des embryons jeunes. Les larves, qui éclosent 4 à 6 jours après, s'enfoncent dans la terre et pénètrent par l'orifice génital mâle, dans la vésicule séminale de l'hôte. La pénétration a probablement lieu au moment où les Vers s'accouplent. Le cycle commence ainsi à s'établir, aux mois de septembre, octobre et novembre. Une fois que la larve a pénétré dans la cavité générale des segments génitaux, elle tombe dans un état hypnodique, qui dure pendant tout l'automne, l'hiver et le commencement du printemps. Vers la fin du mois d'avril ou le commencement de mai, la larve se réveille, sort de la vésicule séminale et se dirige vers l'extrémité antérieure du corps de son hôte. Elle parcourt tout son chemin, depuis les segments génitaux (9^e ou 15^e segments du Ver), jusqu'au prostomium, en restant toujours dans la cavité générale de son hôte, et en se frayant sa voie par son armature buccale et les crochets de sa peau. La larve parcourt les derniers segments, ayant son extrémité postérieure dirigée en avant. Arrivée au prostomium, elle le déchire par son extrémité postérieure et met ses stigmates postabdominaux en communication avec l'air libre.

La durée de toute la migration et de la perforation est de 1 à 2 jours, elle ne dépasse pas, en tout cas, 4 jours. Depuis le moment où la larve a perforé le prostomium du Ver, ce dernier cesse de manger et de se déplacer dans la terre ; la larve, par

contre, commence sa période de vie active. Six à dix jours après la perforation, la larve subit une mue et passe au stade II. A ce stade, elle grossit beaucoup, détruit la cloison qui la sépare de la cavité du pharynx, pénètre dans ce dernier et le distend. Le stade II dure 9 jours environ. La larve subit encore une mue et passe au III^e et dernier stade. A ce stade, elle devient franchement carnivore, s'attaquant à tous les tissus de l'hôte. Par son volume considérable, elle distend le corps du Ver. Les parois de ce dernier, qui sont appliquées contre la larve, s'enflamment, se détruisent d'avant en arrière, mettant ainsi la larve de plus en plus à nu. La larve finit par être attachée par ses deux ou trois segments antérieurs dans quelques segments de l'extrémité postérieure du Ver et elle continue toujours à le manger. Elle se détache enfin de ces restes, qui sont généralement encore assez vivants ; elle s'enfonce plus profondément dans la terre et s'empuise.

La durée du stade III, c'est-à-dire depuis la dernière mue jusqu'à la transformation en pupe, est de 9 à 10 jours. De la pupe, après 35 à 45 jours de nymphose, sort l'imago.

4. Il y a une génération par an, mais il est possible que les *Pollenia* qui hivernent peuvent pondre dès le printemps, et commencer ainsi un cycle d'été qui sera en tout point parallèle à celui d'hiver, à partir du réveil de ses larves.

5. La durée excessivement longue du cycle d'hiver, autrement dit de l'état hypnodique de la larve primaire, est déterminée par la basse température. A n'importe quelle époque, on peut accélérer le cycle, si on met le Ver de terre parasité à la température de 19° à 21°. Faisant les élevages au laboratoire, ou à l'étuve, j'ai pu obtenir les éclosions de la mouche déjà au mois de janvier.

Le réveil printanier de la larve de *Pollenia* est donc causé par l'élévation de la température ambiante.

6. La réaction de l'hôte contre le parasite est de deux ordres :

a) formation de kystes phagocytaires ; b) expulsion mécanique de la larve.

a) Les phagocytes du Ver entourent la larve qui est presque immobile et forment un vrai kyste où loge la larve. La larve n'est pas nécessairement tuée. Aussitôt que la température monte, elle déchire les parois du kyste et sort complètement de ce der-

nier. Les larves qui sont tuées par les phagocytes sont le plus souvent celles qui sont accidentellement blessées par une autre larve. La réaction phagocytaire des vers est la même que celle des Arthropodes contre les mêmes parasites : Protistes, Nématodes, larves de Diptères.

b) L'expulsion mécanique des larves de *Pollenia* a lieu ou :

α) quand la larve primaire, pendant la migration vers le prostomium, perfore le pharynx de son hôte ; elle est alors avalée et expulsée par l'anus ;

β) quand la larve primaire perfore le prostomium, ayant sa tête dirigée en avant ; elle est alors expulsée par la contraction du Ver ;

γ) si elle attaque et déchire d'une façon précoce la paroi qui la sépare du pharynx ;

δ) pendant les deux mues larvaires, quand les crochets anciens se détachent de l'hypoderme et les crochets nouveaux ne sont pas bien chitinisés ;

ε) quand la larve s'enfonce trop loin dans l'œsophage, elle est avalée par le ver ;

ζ) quand le Ver subit une décomposition rapide de son extrémité antérieure.

Dans tous ces cas, la larve expulsée meurt à côté de son hôte.

7. Un Ver peut renfermer de 1 à 4 larves primaires dans le cœlome de ses segments génitaux. Mais une seule larve arrive à se développer ; les autres sont éliminées, ou directement tuées par phagocytose ; ou indirectement, étant préalablement blessées par une autre larve. Les larves peuvent se rencontrer et se blesser mortellement, soit pendant la période qui précède l'état hypnodique, soit pendant la période qui la suit. La larve qui arrive la première dans le prostomium persiste et finit son cycle ; les autres, quand même elles émigrent vers le prostomium, doivent passer par le champ d'action du crochet de la première larve ; étant toujours blessées avant leur installation, elles tombent dans le cœlome du Ver et sont phagocytées. Je n'envisage aucune lutte directe entre les larves : les coups de crochets sont donnés au hasard.

8. *Morphologie*. — Il est impossible de résumer la description morphologique de la larve.

Retenons-en seulement la structure particulière de l'armature

bucco-pharyngienne de la larve primaire, le manque de côtes dans le pharynx, l'existence d'un caractère morphologique net, permettant de reconnaître le puparium de *Pollenia* (déploiement de l'armature bucco-pharyngienne et surtout de la pièce basilaire).

9. *Pollenia rudis* peut parasiter d'autres espèces de Vers de terre, comme *Allolobophora rosea* SAV., mais, dans ces cas, la larve semble offrir quelques différences dans son comportement. Les deux cas que j'ai observés semblent montrer que la larve peut effectuer sur place son soupirail respiratoire. A moins que ce soupirail ne soit que secondaire, fait après le soupirail primaire du prostomium.

II. — *Onesia sepulchralis*

10. Dans la cavité générale des *All. chlorotica*, *A. foetida* et *A. caliginosa*, on trouve souvent, pendant l'hiver, la larve primaire d'*Onesia sepulchralis* ; ces larves sont toujours tuées et phagocytées. Pourtant les mêmes Vers. en même temps que la larve primaire d'*Onesia*, présentent la larve au stade III (larve B), dont je n'ai pu obtenir l'éclosion et qui semble appartenir au cycle d'*Onesia*. Cette larve B contracte avec le Ver de terre les mêmes rapports que la larve au stade III de *Pollenia rudis*.

Les larves d'*Onesia cognata* ont été, d'autre part, observées comme parasites des Oiseaux, de jeunes *Motacilla alba*. Les *Onesia* semblent être les parasites constants des Oligochètes et accidentels des Oiseaux.

III. — Biologie et Morphologie comparée des larves des Diptères cyclorhaphes

11. La comparaison du cycle évolutif de *Pollenia rudis* avec celui des larves des *Muscides* parasites des Arthropodes montre que les grandes phases des cycles sont les mêmes dans les deux cas, à savoir : 1) phase intracœlomique non fixée ; 2) phase de migration ; 3) phase de perforation ; 4) phase fixée, plasmophage ; 5) sarcophage ; 6) saprophage ; 7) sortie et vie libre ; 8) nymphe.

Les traits particuliers du cycle évolutif de *Pollenia* sont : 1) la réaction phagocytaire de l'hôte : phagocytes qui entourent la larve vivante ; 2) la réaction inflammatoire de l'hôte pendant la perforation et la fixation du parasite ; 3) la possibilité de l'expulsion mécanique du parasite par la contraction du Ver.

12. Le cycle évolutif des larves parasites des Vertébrés est, ou simple, comme celui des Muscides (*Cordylobia*, *Sarcophaga*) et de certains Oestrides (*Dermatobia*, *Gasterus*, *Cuterebra*), ou compliqué comme celui de l'*Hypoderma*. Le cycle évolutif de l'Hypoderme est comparable à celui de *Pollenia* et surtout à celui de certaines larves de Muscides entomobies. Mais la réaction inflammatoire de l'hôte le rapproche surtout de celui de *Pollenia*.

13. La nutrition d'un parasite peut être, ou directe quand il s'attaque directement aux tissus de son hôte, ou déviatrice quand il se nourrit à la manière des organes de son hôte, en déviant les matières nutritives de ces derniers vers ses propres organes. La différence entre ces deux modes de nutrition se traduit par la différence dans le métabolisme nutritif du parasite ainsi que par la réaction de l'hôte. La nutrition déviatrice n'est pas générale pour les parasites parmi les Diptères ; on peut même dire qu'elle est rare. La nutrition déviatrice peut caractériser le cycle entier de la larve ou, ce qui arrive le plus souvent, la première partie ou le commencement du cycle. *Pollenia* occupe une place à part parmi les larves à nutrition directe : quand la larve de *Pollenia* commence à se nourrir (après la perforation du prostomium du Ver), le Ver, son hôte, cesse de le faire.

14. La différence essentielle entre le comportement parasitaire des Hyménoptères et celui des Diptères consiste en ce que les larves de ces derniers doivent toujours se mettre en rapport avec l'air libre, d'où la complication de leur cycle évolutif (voir 11). Cette nécessité de respirer l'air libre est caractéristique pour toutes les larves de Diptères : parasites ou celles qui passent toute leur vie dans l'utérus de leur mère, de même que celles qui sont libres : terrestres ou aquatiques, et ceci est en rapport étroit avec la haute spécialisation de leur appareil respiratoire.

15. La structure du pharynx permet de distinguer une larve *biontophage* (c'est-à-dire celle qui se nourrit de tissus vivants ou des substances élaborées par les éléments vivants) d'une larve *saprophage* qui vit aux dépens de matières végétales ou animales en décomposition.

Les premières n'ont généralement pas de côtes dans leur pharynx ; les secondes en ont toujours.

16. L'étude détaillée des armatures bucco-pharyngiennes des larves de Diptères cyclorhaphes permet d'établir des distinctions entre les différents groupes éthologiques : parasites, carnivores, prédateurs, vivipares complètes, phytophages et saprophages. Les larves à incubation intra-utérine présentent certains caractères de convergence avec les larves parasites.

18. Toutes les larves de Diptères cyclorhaphes passent par trois stades séparés par deux mues. Les mues sont en rapport avec la modification morphologique de la larve, plus qu'avec sa croissance. La différence morphologique la plus forte est entre les stades I et II. L'évolution larvaire se caractérise donc plutôt par le *dimorphisme* larvaire que par son trimorphisme, et ceci est exact pour l'armature bucco-pharyngienne, l'appareil respiratoire, les organes sensoriels et les accidents chitineux de la peau (crochets, épines, écailles, etc...). Les modifications morphologiques de la larve, pendant ces trois phases, sont de deux ordres : *adaptatives* et *embryogéniques* ; c'est-à-dire que certains caractères sont en rapport étroit avec le mode de vie larvaire, qui change avec les stades ; d'autres modifications ne sont que les étapes successives, susceptibles de gradation, du développement des organes. Un caractère constant pour toutes les armatures bucco-pharyngiennes des larves primaires de Diptères cyclorhaphes est le développement et la forte chitïnisation des lèvres supérieure et inférieure. Ces deux organes perdent généralement leur chitïnisation aux stades suivants, mais elles persistent chez les Aschizes et prennent même, avec les stades successifs, un développement de plus en plus fort (*Syrphidae*, *Platypetidae*, *Phoridae*, *Lonchopteridae*, *Pipunculidae*, *Conopidae*). L'écart qui sépare le stade I des stades II et III, autrement dit du *dimorphisme évolutif*, est en rapport avec le mode de vie larvaire. Il est plus accentué chez les larves parasites, moins chez les saprophages et est plus effacé chez les larves carnivores, phytophages et vivipares, c'est-à-dire chez les larves à vie uniforme.

18. La différence la plus nette entre les Diptères orthorhaphes et les cyclorhaphes se voit incontestablement aux stades larvaires.

La larve d'un Diptère cyclorhappe a une morphologie toute

particulière, différente de celle de toutes les autres larves d'Insectes. Une série de considérations m'a permis de faire l'hypothèse de l'origine parasitaire de toutes les larves de Diptères cyclorhaphes. Les larves de ces Diptères qui sont libres, ne le sont que secondairement. La morphologie de ces larves serait encore un exemple de l'irréversibilité de l'Evolution.

19. Les organes sensoriels des larves de Diptères en général (orthorhaphes et cyclorhaphes) sont constants quant à leur nombre, à leur position et aux complexes qu'ils forment, pour les espèces, les genres et souvent les familles entières.

20. Toutes les larves de Diptères sont apodes et toutes présentent, à l'endroit où sont généralement les pattes, chez les Insectes, des bouquets de 3 ou 4 poils sensoriels. Ces bouquets de 3 ou 4 poils se trouvent juste aux endroits où aboutissent, sous la peau, les pédoncules des disques imaginaires des pattes ; autrement dit, où s'ouvrent ces disques imaginaires. Ces organes sensoriels, qui existent, même quand tous les organes sensitifs piliformes disparaissent ne sont que les vestiges sensoriels des pattes disparues de ces larves. On peut dire que, la patte d'un Insecte étant à la fois organe sensoriel et locomoteur, quand elle disparaît comme organe ambulateur, elle persiste comme organe sensoriel.

21. La tête et le pharynx de toutes les larves de Diptères cyclorhaphes présentent 7 paires d'organes sensoriels. La formule sensorielle de la tête d'une larve cyclorhaphes est donc aussi complète que celle d'une larve orthorhaphes.

En rapprochant ce fait de celui qui concerne les pattes, nous pouvons conclure, pour les Diptères, que tous les organes, qui disparaissent en tant qu'appendices, persistent et se spécialisent en tant qu'organes sensoriels.

APPENDICE I

PARASITES DE *POLLENIA RUDIS*

Dans les élevages, ainsi que dans la Nature, il n'est pas rare de trouver des *Pollenia* tuées par des parasites, soit pen-

dant leur métamorphose, soit à l'état d'imago. Ces parasites sont de deux catégories : des Champignons et des Hyménoptères.

CHAMPIGNONS

La pupa de *Pollenia* attaquée par les Champignons est reconnaissable à ce que la chitine du puparium est décollée de l'intérieur qui se rétracte. Si on la met dans l'eau, elle surnage et on voit des plages brillantes d'air, enfermées entre la nymphe et le puparium. Quand l'infection est plus avancée, on voit la pupa se couvrir d'un mycélium blanc qui envoie de longs hyphes. A ce stade, la nymphe qui se trouve à l'intérieur, prend une consistance dure, devient cassante et de couleur blanche. N'ayant pas obtenu de fructification, il m'a été impossible de déterminer ce Champignon.

Il m'est arrivé de voir quelquefois, dans mes élevages, des *Pollenia* ayant acquis leur maturité depuis 15 à 20 jours tomber comme foudroyées, sans que je puisse apercevoir une lésion quelconque sur leur corps. Ayant fixé quelques-unes de ces mouches présentant encore quelques réflexes, par le liquide de BOUIN (à l'eau) et ayant préparé des coupes colorées au carmin chlorhydrique picro-indigo-carmin, j'ai constaté que tous les tissus sans exception : peau, tissu adipeux, muscles, glandes, etc., étaient envahis par d'innombrables petits corpuscules fortement colorés en rouge et tranchant bien sur le fond bleu, vert ou jaune du cytoplasme de cellules qu'ils remplissaient.

Par endroit, ils formaient de vrais amas ou plages ne laissant presque pas de traces des organes qu'ils envahissaient.

Vers la périphérie, restant libre dans le plasma sanguin du cœlome, on voyait les corpuscules devenir plus grands, en forme de levures, et, à mesure qu'on s'approchait de la peau, ils prenaient de plus en plus l'aspect d'un mycélium ; ils l'acquiéraient, nettement caractéristique, directement sous l'hypoderme. Je ne suis pas arrivé à déterminer ce Champignon.

HYMÉNOPTÈRES

Trichopria brevipennis KIEFF. — On trouve souvent des pupes de *Pollenia* ne présentant pas de traces d'éclosion de

l'Insecte adulte et pourtant vides. L'examen attentif de ces pupes m'a révélé la présence d'un à trois petits orifices, dûs à la sortie d'Hyménoptères parasites. J'ai trouvé, en effet, l'année suivante des pupes de *Pollenia* renfermant encore les Hyménoptères vivants entremêlés aux restes de la nymphe de *Pollenia*, ainsi que des pupes où les Hyménoptères, après avoir pratiqué un trou, quittaient le puparium. Ces Hyménoptères ont été confiés à M. KIEFFER, qui a bien voulu les étudier.

Il s'agit, d'après KIEFFER d'une espèce nouvelle de *Trichopria*, qu'il a appelé *Trichopria brevipennis* K., appartenant à la famille de *Diapariinae* de l'ordre de *Proctotrypidae*. Voici la description qu'il en a donnée dans le *Bulletin de la Société Entomologique de France*, n° 19, 1911, p. 384-385 (Séance du 19 décembre) :

« *Trichopria brevipennis*, n. sp. — ♂, ♀. Noir brillant et lisse, base du scape, 2^e article antennaire, chez la femelle les articles 2-8, pattes de la femelle sauf la massue des fémurs, chez le mâle les trochanters, la partie rétrécie des tibias et des fémurs et les 4 premiers articles tarsaux, roussâtres. Tête subglobuleuse, vue de côté un peu plus longue que haute, obliquement tronquée en avant. Mandibules rousses et bilobées, l'une avec les deux lobes aigus et d'égale longueur, l'autre avec un lobe aigu et un lobe obtus qui est plus court. Palpes maxillaires de 4 articles, dont les 2 premiers sont un peu plus longs que gros, 3^e à peine aussi long que gros, 4^e ovoïdal ; palpes labiaux très courts, probablement uniarticulés. Scape du ♂ subcylindrique, un peu plus long que les deux articles suivants réunis, 2^e article plus court que le 4^e, plus long que le 5^e, 3^e et 4^e plus gros que les autres, le 3^e à peine plus long que le 4^e, graduellement un peu grossi, 2-3 fois aussi long que gros, non arqué, 4^e faiblement arqué, d'égale grosseur, 5-13 subglobuleux, un peu plus longs que gros, à col transversal, 14^e en ovoïde allongé, flagellum seulement pubescent. Chez la ♀, les articles 2 et 3 sont égaux, le 3^e subcylindrique, un peu plus long que le 4^e, 4-8 subglobuleux, massue subite, de 4 articles de moitié plus gros que les précédents et d'égale grosseur, les 3 premiers à peine transversaux, le 4^e ovoïdal. Thorax plus long que haut, peu convexe, aussi large (♂) ou plus étroit (♀) que la tête ou l'abdomen ; prothorax et métapleures à pubescence grise, mésonotum plan, scutellum faiblement convexe, avec une grande

fossette subcirculaire à sa base. Ailes ciliées, dépassant l'abdomen (♂) ou un peu plus courtes que l'abdomen (♀), nervure sous-costale renflée en cône renversé à son extrémité, n'atteignant pas l'extrémité du 1^{er} tiers alaire, une trace de transversale jaunâtre se trouve à l'extrémité distale de la sous-costale. Eperon antérieur bifurqué, les deux des 4 pattes postérieures simples et égaux, tibia postérieur un peu plus long que le tarse, aminci dans les 2/3 basaux. Pétiole faiblement pubescent, aussi long que gros ; abdomen presque plan, bords latéraux parallèles, extrémité arrondie. Taille : 1,2-1,6 mill.

Obtenu par M. KEILIN, de pupes de *Pollenia rudis* Fabr., qui est parasite du Ver de terre. — Paris. »

L'éclosion ou la sortie de l'Hyménoptère a lieu vers le commencement et au cours du mois d'août, c'est-à-dire trois semaines après l'éclosion de *Pollenia*.

Si on a des pupes de *Pollenia* non écloses vers le mois d'août, il y a beaucoup de chances pour qu'elles soient parasitées par *Trichopria brevipennis* KIEFFER. Les pupes parasitées, ou soupçonnées telles, mises dans un tube, m'ont permis de suivre la sortie des parasites. Après avoir pratiqué un, deux ou trois trous, ils sortent l'un après l'autre, sans interruption. Les deux sexes sont représentés dans chaque puce. Les individus sortis s'accouplent sur place et on voit, sur les parois du tube, un certain nombre de couples se promenant avec agilité. Pendant l'accouplement, la femelle entoure avec ses antennes la tête du mâle qui se trouve dessus, de façon que les extrémités de ses antennes se touchent, ou même se croisent, au-dessus de la tête du mâle. Les antennes de ce dernier sont écartées et frottent constamment contre la base des antennes de la femelle. Le mâle frotte encore le corps de la femelle par la première paire de pattes, restant bien fixé à elle par les deux autres paires postérieures.

Les Proctotrypides sont généralement considérés comme ayant une vie courte, surtout en captivité. Voici ce que nous trouvons, à ce propos, dans le travail *Monography of North-American Proctotrypidæ* de ASHMEAD : « The imagos are most frequently found wherever their hosts are most plentiful and their lives are of short duration, seldom extending beyond a few days. Thus I have kept in confinement live but four of five days, although in freedom the probably live longer ».

Or, mes observations m'ont montré que la vie de ces animaux est assez longue, même en captivité, au moins pour ce qui concerne notre espèce *T. brevipennis*. Les individus de cette espèce, mâles et femelles, au nombre d'une douzaine, éclos le 1^{er} août, vivaient encore vers le milieu de novembre; et encore ne sont-ils morts qu'accidentellement. Aucune précaution spéciale n'avait été prise pour les conserver si longtemps. Je les ai placés tout simplement dans un petit récipient (couverture de tubes BORREL),

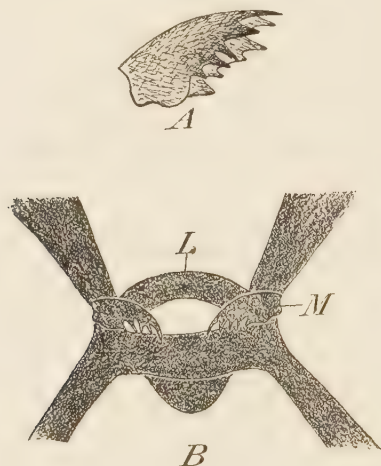


Fig. XXVII. — A mandibule droite de la larve de *Trichopria brevipennis*; B tête et armature buccale de cette larve, vues par dessus L lèvre supérieure, M mandibules. $\times 260$.

au fond duquel j'ai mis préalablement un peu de terre et des feuilles mortes. Le couvercle n'était pas directement appliqué contre le bord de ce récipient, étant soutenu par de petites feuilles d'étain recourbées sur le bord de ce dernier; le tout était mis dans un cristalliseur, avec un peu d'eau au fond.

Souvent, les *Trichopria* s'étant insinués entre le bord du bocal et le couvercle tombaient dans l'eau, je les remettais le lendemain dans leur bocal et ils continuaient à vivre. Quoique ils soient pourvus d'ailes, je ne les ai jamais vu voler.

A côté de ces observations concernant l'état imaginal de l'Hyménoptère, j'ai cherché à préciser quelques points de son évolution larvaire; malheureusement le matériel de *Pollenia* dont j'ai disposé était insuffisant pour ce genre de recherches, vu

qu'une grande partie de ce matériel m'était indispensable pour l'étude de *Pollenia* elle-même. J'ai donc dû me contenter de quelques renseignements que j'ai pu tirer de l'étude des pupes parasitées, fixées avant la sortie de l'Hyménoptère.

En disséquant, au mois d'août, un certain nombre de ces pupes, j'ai constaté d'abord que le puparium de l'hôte était toujours normal, l'armature buccopharyngienne était bien déployée et les cornes prothoraciques de la nymphe sorties à l'extérieur, à travers les deux petits points de faible chitinisisation du puparium. D'ailleurs tous les disques imaginaux de la nymphe étaient normalement dévaginés, ce qui nous montre que la nymphose, au moins dans sa première phase, s'est passée normalement. Cela est en quelque sorte une indication que les parasites, au commencement de la nymphose, étaient encore à un état suffisamment jeune pour ne pas troubler cette nymphose.

D'autre part, quand on ouvre le puparium parasité, on voit que tout son intérieur est composé d'un grand nombre de loges séparées par les cloisons transparentes, entre lesquelles sont emprisonnées les trachées et les trachéoles de la nymphe. L'aspect de ces loges est de tous points comparable à celui décrit par BUGNION (1891) et P. MARCHAL (1904) chez les *Hyponomeuta* parasitée par les *Encyrtus fuscicollis*. Dans chaque loge, j'ai constaté un *Trichopria* adulte, entouré par un grand amas des boules du méconium. Le nombre d'individus se trouvant dans le même puparium varie de 18 à 60. Une seule fois, à côté de l'adulte, dans une loge, emprisonnée entre les deux feuillets de l'aile nymphale, j'ai trouvé une larve de cet Hyménoptère morte et désagrégée. Mais, examinant attentivement les parois des loges, j'ai pu retrouver les dépouilles des larves de cet Hyménoptère et j'ai pu les identifier avec la larve morte emprisonnée dans l'aile nymphale. Ces dépouilles sont fortement comprimées et en partie même fusionnées entre elles, de façon que la seule partie que j'ai pu étudier est l'armature buccale et la tête de la larve. Comme la figure B, XXVII le montre, la tête de cette larve, comme celles des Hyménoptères parasites en général, est très peu chitinisée. On voit, à sa surface, quatre bandes chitineuses renforcées confluentes, vers un anneau péri-buccal, dans les angles latéraux duquel se trouvent les mandibules (*M*). Ces dernières sont aussi à peine chitinisées; elles ont l'aspect de deux petites mains

creuses, à bord pluridenté (A, fig. XXVII). Je n'ai pas trouvé jusqu'à présent une pupe de *Pollenia* avec les parasites à l'état larvaire.

L'évolution du *Thichopria* mérite à plusieurs titres une attention toute particulière. En effet, le nombre souvent très considérable (60 par ex.) d'individus sortant d'un seul puparium de *Pollenia*, l'aspect intérieur du puparium qui, à plusieurs égards, rappelle l'intérieur de la larve d'*Hyponomeuta* parasitée par les *Encyrtus*, suggèrent l'idée de la possibilité de l'évolution polyembryonique de cet Hyménoptère. Mais, d'autre part, la présence constante d'individus des deux sexes, côte à côte ⁽¹⁾, dans des loges soudées entre elles, — fait difficilement compatible avec les données actuelles sur l'évolution polyembryonique et sur l'origine du sexe — exige d'autant plus la reprise de cette étude sur un matériel suffisamment riche, pour permettre de trouver le commencement de ce cycle parasitaire.

APPENDICE II

PARASITES DES OLIGOCHÈTES

Comme la liste des parasites des Vers de terre s'est augmentée des larves de Diptères, il est intéressant d'énumérer ici brièvement les différents parasites qu'on a signalés dans les Oligochètes terrestres.

PROTOZOAIRES

a) *Grégarines*. — Il est rare de trouver un Ver de terre ne renfermant pas de Grégarines monocystidées, soit dans la vésicule séminale, soit dans le coelome des segments génitaux ou des derniers segments du corps. On trouve ces Grégarines à toutes les phases de leur cycle évolutif ⁽²⁾.

⁽¹⁾ Les nombres respectifs des individus des deux sexes sont inégaux, j'ai constaté toujours que le nombre des femelles est plus grand que celui des mâles par exemple une pupe renfermait 13 ♀ pour 5 ♂ ; une autre 25 ♀ pour 8 ♂ et enfin une troisième 48 ♀ pour 12 ♂.

⁽²⁾ Voir le travail de HESSE.

b) *Infusoires*. — Un grand nombre de Vers, surtout ceux qui vivent dans le terreau ou le fumier, renferment dans leur intestin des Infusoires astomes. On n'a vu jusqu'à présent que les stades végétatifs et de division.

NÉMATODES

a) *Pelodera pellio* SCHNEIDER = *Rhabditis pellio* SCHNEIDER. — Ce Nématode, comme les Grégarines, se trouve dans la plupart des Oligochètes. Ce ne sont que des stades jeunes larvaires, non sexués. Ils se trouvent, soit dans la vésicule séminale, où, avec les kystes de Grégarines et des soies du ver, ils sont englobés dans une gangue commune de phagocytes, formant des amas brunâtres, qui se détachent facilement des vésicules séminales et tombent dans le cœlome des segments génitaux, d'où ils sont refoulés dans la cavité générale des derniers segments du corps ⁽¹⁾.

b) *Dicellis filaria* DUJARDIN. — Ce Nématode est assez rare ; jusqu'à présent il n'avait été signalé que par DUJARDIN ⁽²⁾ dans *Lumbricus terrestris*, aux environs de Paris. J'ai pu le retrouver tout récemment dans l'*Allobophora foetida* et *rosea*, aux environs de Cambridge.

Ce Nématode se trouve toujours dans la vésicule séminale ou le cœlome des segments génitaux et, à l'inverse de *Rhabditis*, il est toujours à l'état sexué. Les mâles et les femelles au nombre de 3 à 15 se trouvent toujours ensemble.

c) *Spiroptera turdi* MOLIN = *Filaria turdi* LINSTOW ⁽³⁾ — à l'état adulte parasite dans l'estomac de *Turdus italicus*. Les stades jeunes immatures ont été trouvés par C. J. CORI ⁽⁴⁾ dans le vaisseau sanguin ventral de *Lumbricus terrestris* LIN. et ont été déterminés par VON LINSTOW.

(1) SCHNEIDER (Ant.) Monographie der Nematoden, 1866, p. 154.

(2) DUJARDIN. Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux. Paris, 1845, p. 408.

(3) LINSTOW. 1877. *Arch. f. Naturg.*, I, p. 173.

LINSTOW. *Arch. Naturg.* 1884, I, p. 133.

LINSTOW. *Zool. Jahrb.*, Pyst., III, 1888, p. 4005.

(4) CORI. 1898. *S. B. deutsch. Naturw. Medic. Ver. für Böhmen*, Lotos, p. 1.

DIPTÈRES

Comme nous avons vu plus haut, on trouve dans la vésicule séminale les larves de *Pollenia rudis* FAB. et, *Onesia sepulchralis*. Il y est fort possible qu'un certain nombre d'autres larves de Diptères parasite différentes espèces de Vers de terre.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ASHMEAD. — Monography of North American *Proctotrypidæ*.
 1912 BANKS, N. — The structure of certain Dipterous larvae, with particular reference to those in human foods. *U. S. Dep. of Agricul. ; Bur. of Entomol. (Technical series N. 22)* 44 p., 8 T., Washington.
 1882. BECHER, Ed. (von). — Zur Kenntniss der Kopfbildung der Dipteren. *Wien. Ent. Zeit.*, vol. I. p. 49.
 1910. BECKER, R. — Zur Kenntniss der Mundteile und des Kopfes der Dipteren-larven *Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat.)*. Bd. 29, pp. 281-314, pl. 17-19.
 1896. BLANCHARD, R. — Contribution à l'étude des Diptères parasites. III^e partie. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, pp. 644-676.
 1883. BOLLES-LEE. — Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalen-Organe. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. 23, p. 133.
 1905. BRASIL, L. — La résorption phagocytaire des éléments reproducteurs dans les vésicules séminales du *Lumbricus herculeus* Sav. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 140.
 1863. BRAUER, Fr. — Monographie der Oestriden (*Herausg. von K. K. zool. bot. Gesellsch. in Wien.*).
 1867. BRAUER, Fr. — Die Einwendungen Drs Gerstäckers gegen die neue Eintheilung der Dipteren in zwei grosse Gruppen. *Verh. d. zool. bot. Gesells. Wien*, t. 17, pp. 737-744.
 1869. BRAUER, Fr. — Kurze Charakteristik d. Dipteren Larven, zur Bekräftigung der neuen, von Dr Schiener entworfenen Dipteren-Systeme. *Verh. zool. bot. Gesellsch. Wien.*, t. 19, Abh., pp. 843-852.
 1883 a. BRAUER, Fr. — Die Zweiflügler des kaiserlichen Museums zu Wien. Systematische Studien, auf Grundlage der Dipterenlarven, nebst einer Zusammenstellung von Beispielen aus der Literatur über dieselben und Beschreibung neuer Formen. *Denkschr. d. kaisertl. Akad. d. Wissensch., Wien* (Math. nat. Kl.), t. 47, I Abt. 100 s. 5 Taf.
 1883 b. BRAUER, Fr. — Zwei Parasiten des *Rhizotrogus solstitialis* aus der Ordnung der Dipteren. *Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien* 1. Abth. Jahrg. 1883.
 1890. BRAUER, Fr. — Ueber die Verbindungsglieder zwischen den Orthorhaphen und Cyclorhaphen Dipteren. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, t. 40, p. 274.

1903. BRUES, Ch. T. — *Melanophora roralis*, parasitic on an Isopod. *Entom. News*, XIV, Philadelphie, p. 291.
1891. BUGNION, E. — Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'*Encyrtus fuscicollis*. *Recueil zoologique suisse*, pp. 435-534, pl. XX-XXV.
1906. BUSCK, Aug. — *Mydaea pici* Macq. *Proc. Entom. Soc.* Washington, VIII, p. 2.
1898. CAULLERY, MAUR. et F. MESNIL. — Les formes épitokes et l'évolution des Cirratulien. *Ann. de l'Univ. de Lyon*, fasc. 39.
1910. CÉPÈDE, CAS. — Recherches sur les Infusoires Astomes. Anatomie, Biologie, Ethologie parasitaire. *Arch. de zool. expér.*, 5^e série, t. III.
1893. CUÉNOT. — Etudes physiologiques sur les Orthoptères. *Arch. de Biol.*, t. 14, p. 293.
1897. CUÉNOT. — Etudes physiologiques sur les Oligochètes. *Arch. de Biol.*, t. 15, pp. 79-124.
1890. CURTIS, Coper. — The larvae of *Hypoderma bovis* de Geer. *Insect-Life*, vol. 2, pp. 207-208.
1882. DALL, W. H. — Note on Cluster-Flies. *Proceeding United States Nation. Museum*, vol. 3, pp. 635-637.
1882. DARWIN, Ch. — Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale. Trad. Lévêque 1882, voir p. 12.
1874. DUFOUR, LÉON. — Anatomie générale des Diptères. *Ann. Sc. Nat. zool.* (sér. 3), t. 1.
1845. DUFOUR, LÉON. — Histoire de la métamorphose de la *Lucilia dispar*. *Ann. de la Soc. Ent. de Fr.* (sér. 2), t. 3, p. 203.
1837. DUGÈS, A. — Nouvelles observations sur la Zoologie et l'Anatomie des Annélides abranches sétigères.
1845. DUJARDIN. — Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux.
1899. ENDERLEIN, G. — Die Respirations-organe der Gastriden. *Sitzungsb. der kais. Akad. d. Wiss.* Bd. CVIII. Wien.
- 1876 a. GIARD, A. — *Lucilia bufonivora* Moniez. *Bull. Scient. du Départ. du Nord*, pp. 171-172.
- 1876 b. GIARD, A. — Nouveaux détails sur la *Lucilia bufonivora* Mon. *Bull. Scient. du Départ. du Nord*, t. 8, pp. 249-251.
1893. GIARD, A. — Sur un Diptère parasite des Myriapodes du genre *Lithobius*. *Bull. de la Soc. Entom. de France*, p. CCXIII.
1876. GIRARD, Maurice. — Note relative à la *Lucilia bufonivora*. *Ann. Soc. Entom. Fr.* (sér. 4), t. 6.
1876. GIRARD, Maurice. — Lucilie bufonivore Moniez (extrait). *Journ. de zool.*, t. 5, pp. 438-439.
1893. GIRSCHNER. — Beiträge zur Systematik der Musciden. *Berl. Ent. Zts.*, t. 38, pp. 292-312.
1843. GOUREAU. — Note sur un Diptère dont la larve vit dans l'*Helix conspurcata* (*Melanophora helicivora* Goureau). *Ann. Soc. Ent. Fr.* (sér. 2), t. 1, pp. 77-80.
1882. GRÄBER, VITUS. — Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. *Arch. für mikroskop. Anat.*, t. 20, p. 506.
1914. GRANDI, G. — Ricerche sopra un Phoridae (Diptera) africano (*Aphiochaeta xantina speis.*) con particolare riguarda alla morfologia esterna della larva. *Boll. Labor. di Zool. gener. e agraria*, vol. VIII, p. 242-263.
1907. GUYÉNOT, E. — L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches. *Bull. Scient. France et Belgique*, t. 41, pp. 353-370.

1883. HAASE, E. — Ein neuer Schmarotzer von *Julus*. *Zool. Beiträge*, 1. Breslau, p. 253.
1904. HENNEGUY, F. — Les Insectes. Paris (Masson).
1909. HESSE, E. — Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochètes. *Arch. de Zool. expériment. et génér.* (sér. 3), t. 3, pp. 27-301, pl. I-VII.
1910. HEWITT, C. Gordon. — The House-fly (*Musca domestica* L.). A Study of its structure, development, bionomics and économy. Manchester (The University presse).
1904. HOLMGREN, N. — Zur Morphologie des Insektenkopfes. II. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipteren-larven. *Zool. Anz.*, t. 27, pp. 343-355.
1845. HOFFMEISTER, W. — Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig, 1845.
1900. HOWARD, L. O. — A contribution to the study of the insect fauna of human excrement. *Proc. Wash. Acad. Sc.*, vol. 2, pp. 541-604.
- 1892-1893. — *Insect Life* (Correspondance), t. V, p. 263.
1885. JOSEPH, G. — Über Dipteren als Schädlinge und Parasiten des Menschen. *Entom. Nachr.* II Jahr., p. 47-22.
- 1885-87. JOSEPH, G. — Über Fliegen als Schädlinge und Parasiten des Menschen. *Deutsche Medicin Zeit.* 1885, nos 99-101; 1887, nos 64-65.
1909. KEILIN, D. — Sur le parasitisme de la larve de *Pollenia rudis* Fab. dans *Allolobophora chlorotica* Sav. *C. R. Soc. Biol.*, t. 67, p. 201.
1911. a. KEILIN, D. — On the parasitism of the larvae of *Pollenia rudis* Fab. *Allolobophora chlorotica* Sav. Washington D. C. *Proc. Ent. Soc.* 182-184.
- 1911 b. KEILIN, D. — Recherches sur la morphologie larvaire des Diptères du genre *Phora*. *Bull. Scient. France et Belgique*, t. 44, pp. 27-28, pl. I-IV.
- 1911 c. KEILIN, D. — Sur certains organes sensitifs chez les larves de Diptères et leur signification probable. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 153, p. 977.
- 1912 a. KEILIN, D. — Recherches sur les Diptères du genre *Trichocera*. Biologie, développement, affinités. *Bull. Scient. France Belgique*, t. 46, pp. 472-490, pl. V-VII.
- 1912 b. KEILIN, D. — Structure du pharynx en fonction du régime chez les larves de Diptères cyclorhaphes. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 155, p. 1548.
- 1913 a. KEILIN, D. — Sur une formation fibrillaire intracellulaire dans la tunique de la glande salivaire, chez les larves des *Syrphinae*. *C. R. Ac. Sci. Paris*, t. 156, p. 908.
- 1913 b. KEILIN, D. — Sur diverses glandes des larves de Diptères : glandes mandibulaires, hypodermiques et péristigmatiques. *Arch. de zool. expér.*, t. 52, no 1, p. 1 à 8.
- 1913 c. KEILIN, D. — Sur les conditions de nutrition de certaines larves de Diptères parasites de fruits. *C. R. Soc. Biol.*, t. 74, p. 24.
1913. d. KEILIN, D. — Voir Pluvinel (G. de la Baume).
1914. KEILIN, D. — Les formes adaptatives des larves des Anthomyides ; les Anthomyides à larve carnivore. *Bull. Soc. Ent. France*, pp. 496-501.
- 1915 a. KEILIN, D. — La loi de l'Irréversibilité de l'Evolution (Dollo) vérifiée par l'étude des larves des Insectes. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. 40, p. 38-43.
- 1915 b. — Voir THOMPSON, W. R.
- 1915 c. — Voir THOMPSON, W. R.

1911. KIEFFER, J. J. — Description de trois nouveaux Diapriides (Hym.). *Bulletin Soc. Entom. France*, n° 19, p. 384.
1867. KIRSCH. — Ueber zwei Fliegenlarven aus dem Nacken eines jungen Sperlings. *Berliner Entomol. Zeitschr.* 11 Jahrg., p. 245.
1914. KIESELBACH, Gyula. — A légylárvák börrézékszerveiről (Les organes sensoriels de la peau des larves de Muscides). *Közlönyomat az « Allattani Közlemények »*, 1914, évfolyamából XIII Kötet, 1 fürzet, pp. 45-58, avec 8 figures.
1906. LAMEERE. — Notes pour la classification des Diptères. *Mém. Soc. Entomol. Belge*, t. 42, pp. 105-140.
1897. LÉGER, Louis. — Contribution à la connaissance des Sporozoaires parasites des Echinodermes. Etude sur *Lithocystis schneideri*. *Bull. Scient. Fr.-Belg.*, t. 30, pp. 240-264.
1861. LEUCKART, R. — Die Larvenzustände der Musciden. *Arch. für Naturg.*, 27 Jahrg., t. 1, pp. 60-62.
1887. LEUCKART, R. — Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematodes; *Abhandl. fächs. Gesellsch. d. Wiss. (Math. phys. classe)* Bd. XIII.
- 1877-1878. LICHTENSTEIN, L. — *Lucilia bufonivora*. *Feuille des jeunes natur.*, 8^e année, p. 35.
1861. LEW. — Diptera aliquot in insula Cuba collecta. *Wien. Ent. Monatschr.*, t. 5, p. 9.
1895. LOWN, Th. B. — Anatomy and physiology of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). London.
1853. MACQUARD. — Notice sur une nouvelle espèce d'*Aricia*. *Ann. Soc. Entom. France* (sér. 3), t. 1, p. 655.
1882. MANN, Benjamin Pickman. — Cluster Flies (*Pollenia rudis* Fabr.). *Psyche*, vol. 3, n° 100, pp. 378-379.
1904. MARCHAL, P. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. *Arch. zool. expér.*, pp. 257-335, pl. IX-XIII.
- MARLATT. — Mortality among flies in the district. *Insect Life*, t. V, p. 175.
1826. MEIGEN, J. W. — Systematische Beschreibung der bekannten Europäischen zweiflügeligen Insekten, 1826. Hamm.
1900. MEIJERE, J. C. H. de — Ueber die Larve von *Lonchoptera*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Cyclorhaphen Dipterenlarven. *Zool. Jahrb. (Abt. System. Geogr. und Biologie)*, t. 14, pp. 87-132. Taf. 5 7.
1902. MEIJERE, J. C. H. de — Ueber die Prothorakalstigmata der Dipterenpuppen. *Zool. Jahrb. Anatom.*, t. 15, pp. 623-692, 4 planches.
1904. MEIJERE, J. C. H. de — Beiträge zur Kenntnis der Biologie und der Systematischen Verwandtschaft der Conopiden. *Tijdschr. voor Entom.* 46^o del.
1889. MEINERT. — *Philornis molesta*, en poa Fugle snyltende Tachinarie. *Vidensk. Medd. Naturhist. Forening. Kjobenhavn.*, p. 304.
1890. MEINERT. Larvæ *Lucilicæ* sp. in orbita *Bufonis vulgaris*. *Entom. Meddel.*, t. 2, pp. 89-96.
1900. MICHAELSEN. — Oligochaeta. *Das Tierreich*. Berlin, 1900.
1876. MONIEZ, R. — Un Diptère parasite du Crapaud. *Lucilia bufonivora* n. sp. *Bull. Sc. Hist. et Littér. du départ. du Nord*, pp. 25-27.
1878. MONIEZ, R. — Sur les Lucilies parasites des Batraciens. *Bull. scient. du départ. du Nord*, t. 9, pp. 67-69.

1909. NIELSEN, J. C. — Iagttagelser over Entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder. *Entomologiske Meddelelser*, 2 R., 4 Bd, t. 26, 4 pl.
1911. NIELSEN, J. C. — *Mydaea anomala* Jacq. a parasite of South-American birds. *Saertryk af Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren.*, Kjobenhaven.
1913. NIELSEN, J. C. — On some South-American species of the genus *Mydaea* parasitic on birds. *Vidensk. Meddel. fra Dansk naturh. Foren.* Bd 65, pp. 251-256.
1897. PACKARD, A. — The number of moults in Insects of different orders. *Psyche*, vol. V.
1898. PANTEL, J. — Le *Thrixion Halidayanum* Rond., Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve du groupe des Tachinaires. *La Cellule*, t. 15.
1901. PANTEL, J. — A propos de vésicule anale chez les larves de Diptères cyclorhaphes. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, p. 168.
1909. PANTEL, J. — Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques, aux points de vue éthologique et biologique. *La Cellule*, t. 26.
1912. PANTEL, J. — Recherches sur les Diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'œuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme. *La Cellule*, t. 29, 1^{er} fascicule.
1909. PARVAY-VAJNA, FRANZ. — *Onesia cognata* als Vogelparasite. *Aquila*, Jahr. 46, pp. 288-290.
1910. PÉREZ, Ch. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala*). *Arch. Zool. exper.*, 247 p., 16 pl.
1911. PÉREZ, Ch. — Disques imaginaires des pattes chez les *Phytonomus adpersus* Fabr. *C. R. de la Soc. Biol.*, t. 71, p. 498.
1877. PLANCY, V. COLLIN DE. — Note sur les Insectes Diptères parasites des Batraciens. *Bull. Soc. Zool. de France*, 2^e année, pp. 249-257.
1913. PLUVINEL (G. de la BAUME) et KEILIN, D. — Formes larvaires et biologie d'un Cynipide entomophage, *Eucoila Keilini*. Kieff. *Bull. scient. Fr. et Belg.* (7^e sér.), t. XLVII. pp. 88-104, pl. I et II.
1915. PLUVINEL (G. de la BAUME). — Evolution et formes larvaires d'un Bracônide. *Adelura grahani* n. sp., parasite interne de la larve d'un Phytomyzinae (Diptère). *Arch. Zool. Exper.*, t. LV.
1884. PORTCHINSKY, J. — *Sarcophila wohlfahrti*, monographia. *Hor. Soc. Entom. Ross.*, vol. 18, pp. 247-314, 33 fig (en russe).
1892. PORTCHINSKY, J. — Biologie des mouches coprophages et nécrophages. *Hor. Soc. Ent. Ross.*, vol. 26, pp. 63-131 (en russe).
1892. PORTCHINSKY, J. — Biologie des mouches coprophages et nécrophages. Etudes sur la *Lucilia bufonivora*, parasite des Batraciens, vol. XXXII, pp. 225-279 (en russe).
1910. PORTCHINSKY, J. — Recherches biologiques sur les *Stomoxys calcitrans* L. et biologie comparée des mouches coprophages. Saint-Pétersbourg, 90 p., 97 fig. (en russe).
1911. PORTCHINSKY, J. A. — *Hydrotaea dentipes* F. sa biologie et la destruction par ses larves de celles de *Musca domestica* L. *Travaux du Bureau Entomologique du Département d'Agriculture S. Pétersbourg*. T. IX, n^o 5, pp. 1-30 (en russe).
1911. PORTIER, P. — Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. *Arch. zool. expér.* (5^e série), t. 8, pp. 89-379.

1913. RABAUD, Et. — L'instinct de l'isolement chez des Insectes. *L'Année Psychologique*, t. 19, pp. 194-217.
1883. RILEY. — *American naturalist*, vol. 17.
1863. ROBINEAU-DESVOIDY. — Histoire naturelle des Diptères des environs de Paris.
1840. ROSER (v.). — Verzeichniss der in Württemberg vorkommenden zweiflügelichen Insekten (Erster Nachtrag). *Correspondenzbl. d. landwirtsch. Vereins in Württemberg*, p. 37.
- 1909 a. ROUBAUD, E. — Recherches biologiques sur les conditions de viviparité et de vie larvaire de *Glossina palpalis* R. Desv. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 148.
- 1909 b. ROUBAUD, E. — Recherches sur la biologie et les adaptations de la *Glossina palpalis*. Rapport de la Mission d'études de la maladie du sommeil au Congo Français (1906-1908).
1913. ROUBAUD, E. — Recherches sur les Auchméromyides. Calliphorines à larves suceuses de sang de l'Afrique tropicale (Mission de l'Institut Pasteur en Afrique occidentale). *Bull. Scient. de la France et Belgique*, t. 47, pp. 103-202, pl. III-IV.
1915. ROUBAUD, E. — Les Muscides à larves piqueuses et suceuses de sang. *C. R. Soc. Biol.*, pp. 92-97, 2 fig.
1910. SCHMITZ. — Zur Lebensweise von *Helicobosca muscaria* Meig. *Zeitschr. für wissenschaftl. Insektenbiol.*, t. 6.
1886. SASAKI, C. — On the life-history of *Ugimya sericaria* Rondani. *Journ. Sc. Coll. of the Imp. Univ. of Japan*.
- 1862-64. SCHIENER. — Fauna Austriaca.
1864. SCHIENER. — Ein neues System der Dipteren. *Verh. d. zool. bot. Gesellsch. Wien*. 14 Bd. Abt. 201-202.
1886. SCHNEIDER. — Monographie der Nematoden, p. 154.
1899. SEURAT, L. G. — Contributions à l'étude des Hyménoptères entomophages. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, t. 10, pp. 1-159, pl. I-IV.
1903. SHIPLEY, A. C. — On the Nematodes parasitic in the Earthworm. *Arch. de Parasitologie*, t. 6, pp. 619-623.
1877. TATOU. — Sur les Diptères parasites de la *Rana esculenta* L. *Bull. Soc. Zool. France*, 2^e année, pp. 258-265.
- 1913 a. THOMPSON, W. R. — Osservazioni e note critiche su alcuni Ditteri Muscoidei. *Bollet. Laborat. Zool. gener. e agrar. d. R. Scuola Sup. Agric. Portici*, vol. 7, pp. 49-58, 7 figures.
- 1913 b. THOMPSON, W. R. — *C. R. Soc. Biol.*, t. 75, p. 559.
1915. b. THOMPSON, W. R. — Les rapports entre les phagocytes et les parasites chez les Arthropodes. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XL, p. 63.
1915. a. THOMPSON, W. R. — The cuticula of Insects as a means of defence against parasites. *Proceed. Cambridge philosoph. Soc.*, vol. 18, part. 2, pp. 51-55.
- 1915 c. THOMPSON, W. R. et KEILIN, D. — Sur le cycle évolutif des Pipunculides (Diptères), parasites intracœlomiques de Typhlocybes (Homoptères). *C. R. Soc. Biol.*, t. 78, p. 9.
1915. d. THOMPSON, W. R. et KEILIN, D. — Sur le cycle évolutif des *Dryinidae* (Hyménoptères) parasites des Hémiptères Homoptères. *C. R. Soc. Biol.*, t. 78, p. 83.
1910. TÖLG, F. — *Billea pectinata* Mg (*Sirostoma latum* Egg) als Parasit von Cetoniden und Cerambicydenlarven. Metamorphose und äussere

- Morphologie der Larve. *Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol.*, t. 6, pp. 208-211, 278-283, 331-336, 387-395 et 426-430.
1908. TOWNSEND, H. T. — A record of results from rearings and dissections of *Tachinidae* U. S. Depart. of Agricultur., Bureau of Entomology. *Miscellaneous Papers*, Washington.
1903. TRAGARDH, J. — Beiträge zur Kenntniss der Dipterenlarven 1. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Larve von *Ephydra riparia* Fall. *Ark. f. Zoology*, Bd. 1, 42 p., 4 pl.
1915. UMANA Rubeñ. — Etude générale des Myiasés (Thèse fac. médecine Paris).
1911. VANEY, Cl. — Recherches sur le développement de l'Hypoderme du bœuf (*Hypoderma bovis* de Geer). *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 152, pp. 283-286.
1914. WAHL, Bruno. — Über die Kopfbildung Cyclorhapher Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes. *Arbeiten der Zool. Inst. Wien*, t. 20, pp. 1-114, 3 pl.
1898. WANDOLLEK. — Die Fühler der Cyclorhaphen Dipterenlarven. *Zool. Anz.* 24 Jahr. Nr. 557, pp. 283-294, 8 fig.
1899. WANDOLLEK. — Zur Anatomie der Cyclorhaphen Dipterenlarven. Anatomie der Larve von *Platycephala planiformis* F. *Abh. und Berichte d. k. zool. anthrop. ethnog. Museums in Dresden* (Festschr., 1889. M. 7, 39 p. 2 pl.).
1864. WEISMANN. — Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. 13, pp. 107-220. Taf. 713.
1908. WILLISTON, S. W. — Manual of North-American Diptera. New-Haven.
1869. WULF, F. M. van der. — Parasitische leefuijze van *Melanophora roralis* en *Cyrtoneura stabulans* *Tijdschr. v. Entom.* (12 Jaarg) (2^e sér.) 4 D. pp. 184-185.
1848. ZETTERSTEDT. — Diptera Scandinaviae. Lund.
-

PLANCHE I

Pollenia rudis L.

Rapports avec l'hôte

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. A. — *Allolobophora chlorotica*, avec larve *primaire* de *Pollenia*, dont l'extrémité postérieure sort par le prostomium du Ver.

(Le Ver a été recueilli le 17 juin dans le jardin ; son intestin était vide, il a été fixé et photographié le même jour).

Fig. B. — Même Ver à un grossissement plus fort.

Fig. C. — *Al. chlorotica*, avec larve de *Pollenia*, au *stade II*, dont l'extrémité postérieure sort le prostomium du Ver. On voit les stigmates du st. II.

(Ce Ver a été recueilli le 27 mai, dans le jardin du laboratoire. La larve était alors dans la cavité générale des segments génitaux. Le 1^{er} juin, la larve était encore dans le coelome. Le 14 juin, elle avait déjà perforé le prostomium et était au stade II. La photographie est du 14 juin).

Fig. D. — Même Ver à un plus fort grossissement.

Fig. E. — *Al. chlorotica*, avec larve au *stade III*, sortant par la bouche. On voit nettement les tubercules stigmatiques postérieures de la larve.

(Le Ver a été recueilli le 3 juin ; la larve était au stade II. La photographie a été prise le 14 juin, après le passage de la larve au stade III).

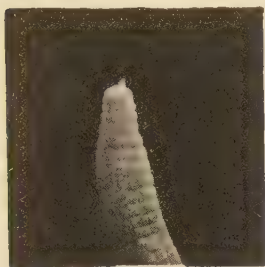
Fig. F. — *Al. chlorotica* enroulé, avec une grande larve de *P. rudis*, émergeant à moitié du Ver.

(Ce Ver a été recueilli le 1^{er} juin, au moment de la mue de la larve de *P.*, entre le stade II et le stade III. La photographie a été prise le 7 juin ..

Le 10 juin la larve était libre ; le 12 juin la puppe formée ; le 16 juin l'armature bucco-pharyngienne déployée ; le 18 juillet a éclos un mâle de *Pollenia*.

Fig. G. — Larve âgée de *Pollenia* s'attaquant à son hôte à l'état de cadavre.

(Le Ver parasité a été recueilli le 3 mai ; la larve était au stade II. Le 9 mai, elle est passée au stade III. Le 22 mai, elle était presque libre, n'ayant plus que les deux segments antérieurs enfoncés dans le Ver. Le 23 mai, le Ver est mort ; la larve, sortie de son hôte, s'attaque au milieu de son corps. C'est le moment où la photographie a été prise. Le 24 mai, le Ver est complètement désagrégé. Dans le bouillon, je trouve le cadavre d'une autre larve primaire de *P. rudis*. Le 28 mai, la larve a cessé de manger ; le 29 mai, elle s'est transformée en puppe ; le 30 juin, a éclos une femelle de *P. rudis*. Cet exemple est intéressant par la précocité du cycle, qui a été favorisé par la température élevée de ce printemps).



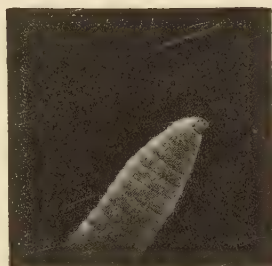
A



B



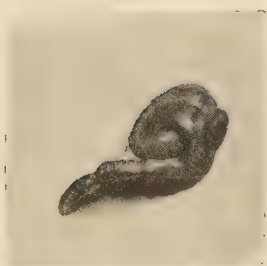
C



D



E



F



G

D. KEILIN, Phot.

Larve de *Pollenia rudis* dans *All chlorotica*.

PLANCHE II

Pollenia rudis L.

Rapports avec l'hôte

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

(Les fig. 1 à 5 sont faites d'après des préparations montées dans le baume du Canada).

Fig. 1. — *Allolobophora chlorotica*, parasité par une larve *primaire* de *Pollenia rudis*, couchée horizontalement dans la cavité générale, entre les 14^e et 15^e segments du corps $\times 7$.

(Ver recueilli dans le jardin du laboratoire le 14 novembre).

Fig. 2. — *All. chlorotica*, avec deux larves de *Pollenia* à son intérieur, l'une est phagocytée et n'est reconnaissable que par les restes de son armature bucco-pharyngienne, logée dans le 13^e segment du corps ; l'autre a émigré vers le prostomium, où on la voit recourbée et distendant cet organe $\times 7$.

(Ce Ver a été recueilli le 20 mai ; il avait alors les deux larves vivantes, dans la cavité générale des segments génitaux ; le 1^{er} juin, une des larves était encore vivante, l'autre morte ; le 7 juin la larve vivante a pris la position représentée par la figure 2).

Fig. 3. — Larve *primaire* de *P. rudis*, sortant son extrémité postérieure par le prostomium du Ver. Le reste du corps de la larve est bien visible par transparence $\times 25$.

(Le Ver renfermant une larve intracœlomique a été recueilli le 20 novembre. Le 30 décembre, la larve était encore dans les segments génitaux. A ce jour, le Ver est mis dans une étuve à la température de 20° C. Le 5 janvier, la larve a pris la position représentée par cette figure).

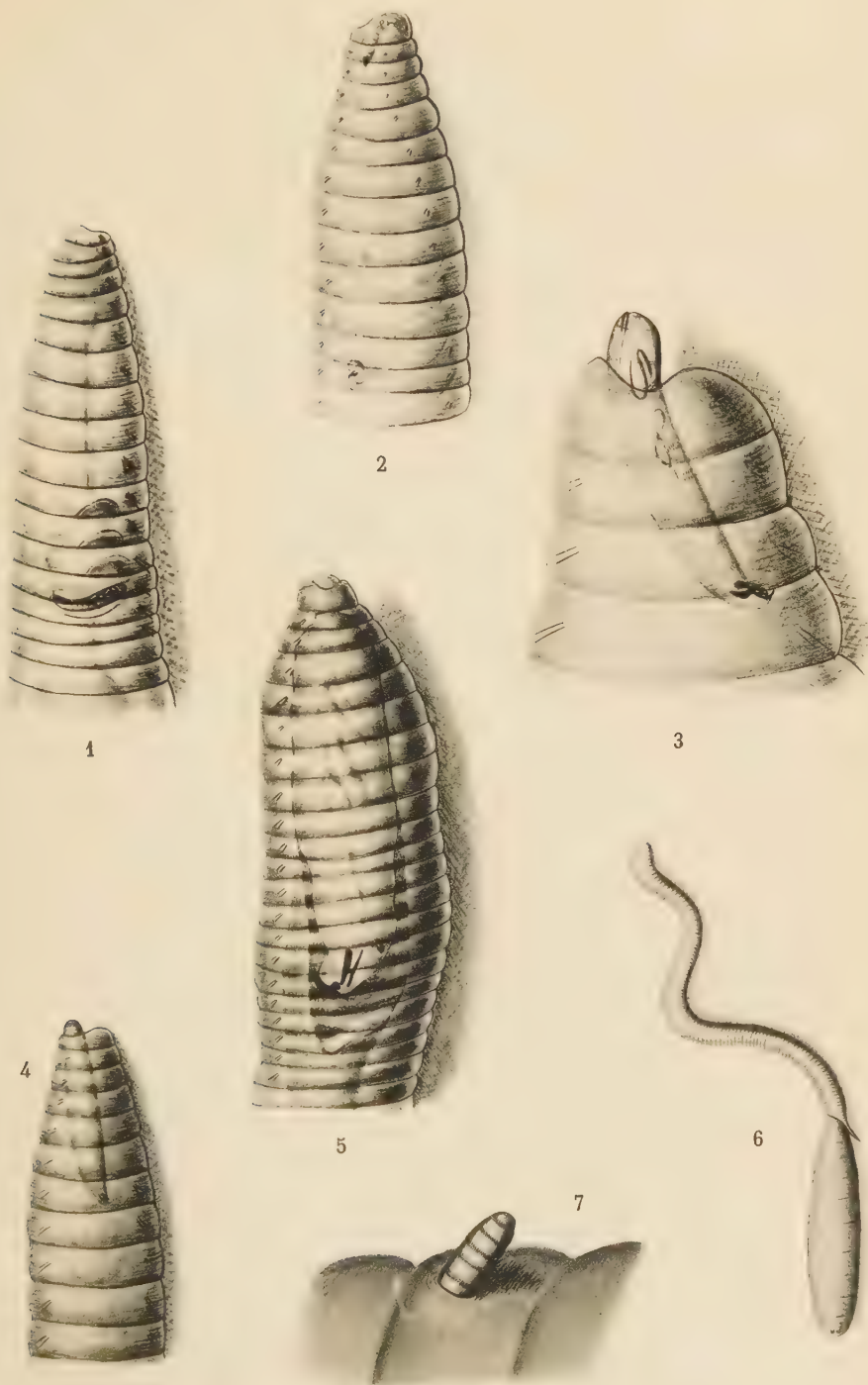
Fig. 4. — Extrémité antérieure d'*All. chlorotica*, avec larve au *stade II*, sortant par sa bouche $\times 7$.

(Ver recueilli le 30 décembre ; il avait une larve *primaire* dans les segments génitaux ; le 8 janvier elle était encore dans la cavité générale. Le Ver est mis à ce jour dans une étuve à 20° C. Le 16 janvier, la larve sort son extrémité postérieure par le prostomium. Le 19 janvier, elle subit une mue et passe au *stade II* représenté par la figure 4).

Fig. 5. — *All. chlorotica*, avec une larve au *stade III*, remplissant presque toute la cavité de ses 15 à 16 segments antérieurs. Le tube digestif est déchiré. On voit, par transparence, la forte armature bucco-pharyngienne du *stade III* (cf. p. 35 le ver n° 6) $\times 8$.

Fig. 6. — Larve de *Pollenia* au *stade III*, attachée au Ver, dont la partie antérieure est déjà mangée.

Fig. 7. — Pénétration de la larve *primaire* de *Pollenia* par l'orifice génital mâle de l'*Allol. chlorotica*. Figure faite d'après le vivant (Expérience, cf. p. 34).



Picado del.

Phototypie Berthaud, Paris.

Larve de *Pollenia rudis* dans *All. chlorotica*.

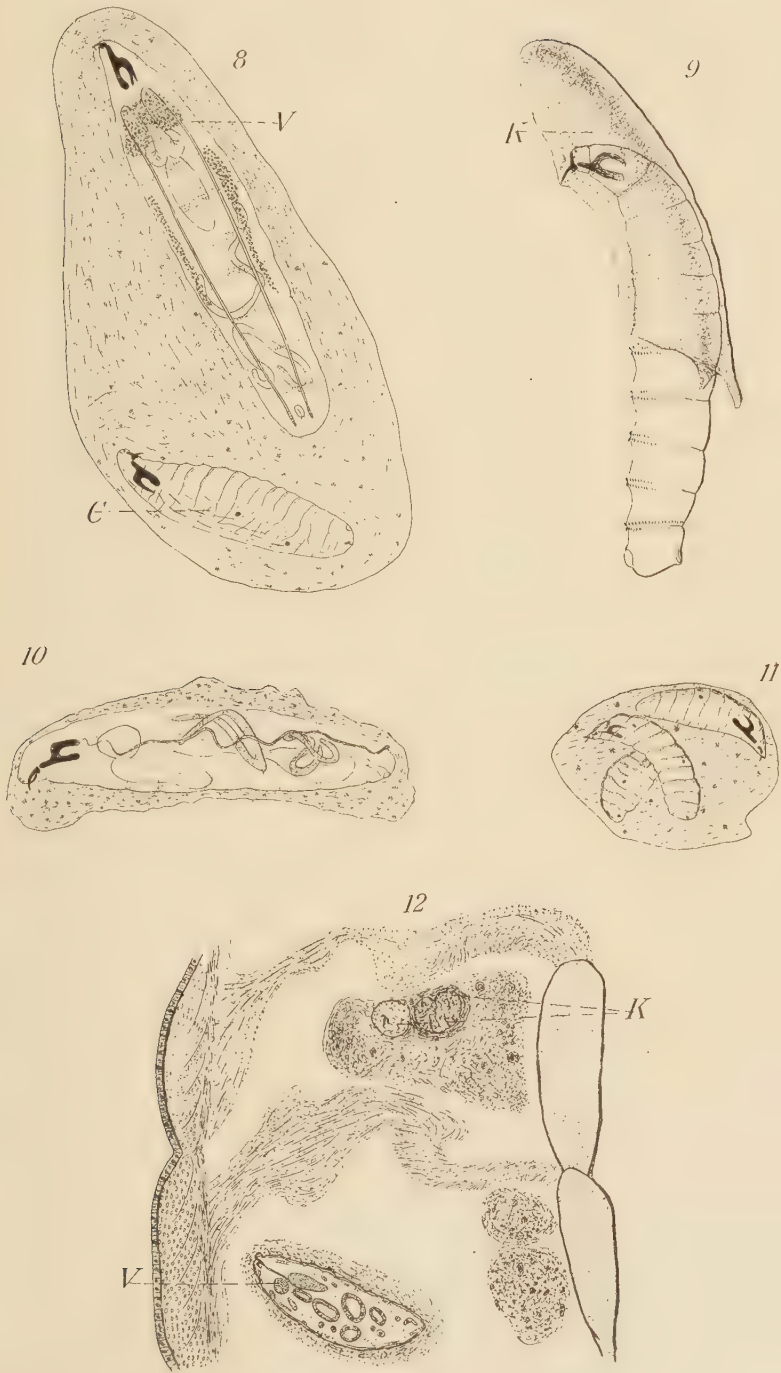
PLANCHE III

Pollenia rudis

Kystes phagocytaires

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

- Fig. 8. — Kyste phagocytaire extrait d'un Ver vivant et comprimé entre lame et lamelle. On y voit, entouré dans une gangue de phagocytes, une larve vivante *V* et un cadavre de larve *C*. Cette dernière porte sur sa cuticule deux taches noires, sortes de cicatrices consécutives probablement à une blessure faite par la larve *V* $\times 40$.
- Fig. 9. — Figure, faite sur le vivant, montrant la sortie d'une larve *primaire* de *Pollenia* de son kyste phagocytaire *K* $\times 40$.
- Fig. 10. — Larve vivante de *Pollenia*, enfermée dans son kyste phagocytaire $\times 40$.
- Fig. 11. — Kyste phagocytaire renfermant trois cadavres de larves de *Pollenia*. Chaque larve porte sur sa peau une ou deux cicatrices.
- Fig. 12. — Coupe longitudinale de l'*Allolobophora chlorotica* (partie gauche des 10 et 11^e segments). Dans le 10^e segment, on voit, dans la vésicule séminale, deux cadavres de *Pollenia*, enkystés par les phagocytes *K*. Dans le 11^e segment, kyste phagocytaire isolé, renfermant une larve *V* en bon état $\times 35$.
-



D. KEILIN del.

PLANCHE IV

Pollenia rudis

Rapports avec l'hôte

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Fig. 13. — Coupe transversale passant par la région antérieure pharyngienne d'un *Allotobophora chlorotica* parasité par une larve *primaire* de *Pollenia*. *L* extrémité antérieure céphalique de la larve de *Pollenia*. *P* pharynx du Ver. *N* son système nerveux $\times 55$. (Le ver parasité a été recueilli dans le jardin, le 13 janvier et mis dans la salle de travail du laboratoire. Le 20 février, la larve se déplace vers l'extrémité antérieure du Ver ; le 23 février elle a pris la position analogue à celle de la larve représentée par la figure 2, pl. II. A ce moment, c'est-à-dire avant la perforation complète du prostomium, le Ver a été fixé. Pour les détails de cette coupe, voir fig. 16).

Fig. 14. — Coupe transversale du même Ver parasité, passant par la base du prostomium *p*, la Bouche *B* et la lèvre inférieure *l* du Ver. On voit ici la larve *L* engagée dans le prostomium $\times 55$.

Fig. 15. — Un Ver parasité, avec la larve en migration vers le prostomium, tué le 28 mai. La larve *L* a entamé une partie du système nerveux *N* du Ver $\times 37$.

Fig. 16. — Détails de la coupe, fig. 13 : *P* pharynx du ver, *F* tissu musculo-glandulaire de la face dorsale du pharynx, *C* cavité creusée dans cette masse par la larve *L* ; *G* crochet médian de cette larve, enfoncé dans la paroi du pharynx du Ver ; *M* muscles de ce crochet, *f* pièce en brosse de l'armature buccale de la larve $\times 375$.



D. KFILIN del.

PLANCHE V

Pollenia rudis

Rapports avec l'hôte

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

Fig. 17. — Coupe transversale d'un Ver parasité par une larve *passant du stade II au stade III*. La tête de la larve *L* se trouve dans le gésier du Ver (La larve s'est enfoncée dans le Ver pendant la fixation, elle a pris la position qui est représentée par la figure II du texte). *C* crochets du stade II de la larve enfouis dans l'épithélium du tube digestif *D*. *Cr* crochets du stade III coupés transversalement. $\times 32$.

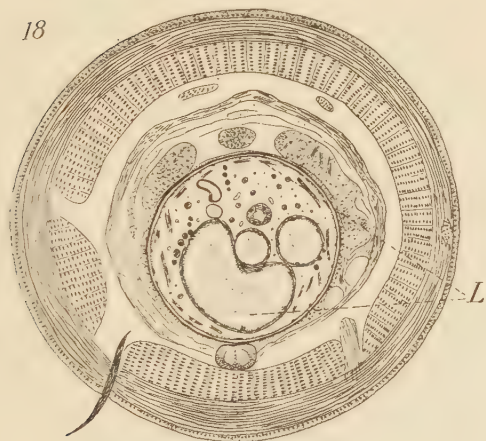
Fig. 18. — Coupe transversale du Ver, avec larve *L*, au *stade III* jeune, dans le tube digestif. On voit ici que la larve, par ses grandes dimensions, a distendu et détruit l'épithélium digestif et commence à déprimer les organes du cœlome, la vésicule séminale, par exemple. $\times 32$.

Fig. 19. — Représente la coupe transversale du Ver, avec la larve de *Polle-
nia* au *stade III*. La larve *L* remplit presque toute la cavité du corps en déprimant tous les organes. $\times 48$.

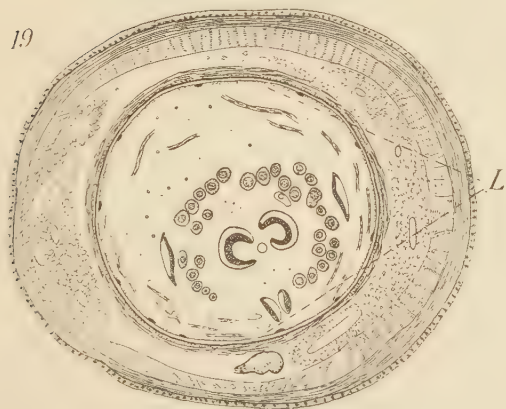
17



18



19



D. KEILIN del

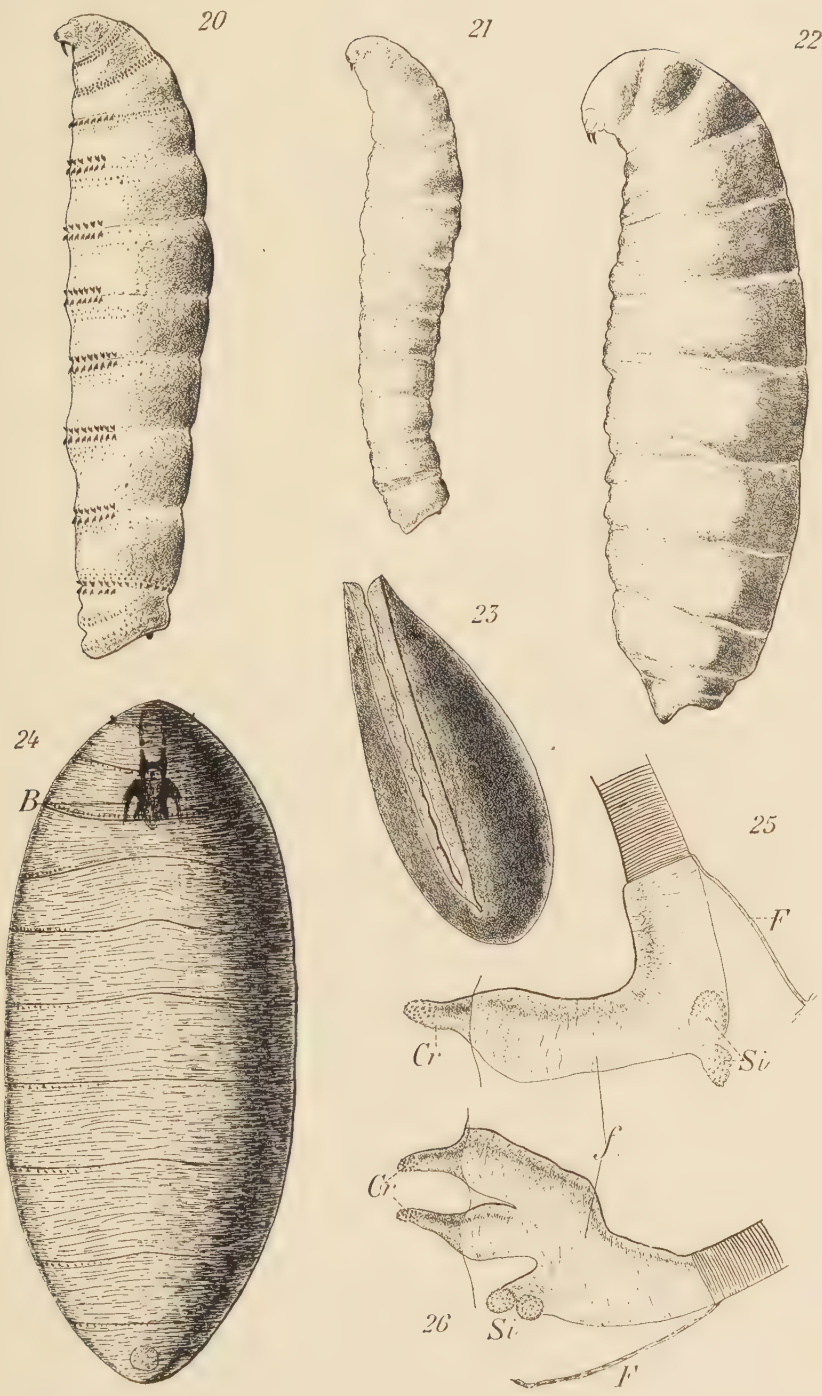
PLANCHE VI

Pollenia rudis

Les stades successifs de la larve

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

- Fig. 20. — Larve *primaire* de *Pollenia rudis*, de profil, du côté gauche ; on voit les grands crochets, sur la face ventrale, des segments abdominaux. $\times 50$.
- Fig. 21. — Larve de *Pollenia* au *stade II* (grossissement moins fort). Les crochets ne sont développés que sur le bord postérieur de l'avant-dernier segment. $\times 97$.
- Fig. 22. — Larve de *Pollenia* au *stade III*. Elle a la forme d'un asticot typique, à peau glabre. Les crochets qui existent sont petits et surtout incolores. $\times 7$.
- Fig. 23. — Oeuf de *Pollenia rudis*, avec son sillon et les deux processus aliformes qui le couvrent, ne laissant qu'une fente étroite entre eux. $\times 60$.
- Fig. 24. — Puparium de *Pollenia rudis*, vu par la face ventrale, une dizaine de jours après la nymphose. On voit bien les segments du corps et la pièce basilaire *B* de l'armature bucco-pharyngienne déployée et appliquée contre la peau du puparium. $\times 11$.
- Fig. 25. — Corne prothoracique de la nymphe de *Pollenia rudis* : *Cr* corne stigmatique ; *f* chambre feutrée ; *Si* stigmates internes ; *F* filament cicatriciel. $\times 65$.
- Fig. 26. — Figure montrant une anomalie de la corne respiratoire d'une nymphe qui, d'un côté, avait une corne normale, semblable à celle de la fig. 25, et de l'autre côté une corne prothoracique double *Cr* ; *f* chambre feutrée, *Si* stigmates internes, *F* filament cicatriciel. $\times 65$.
-



D. KEILIN del

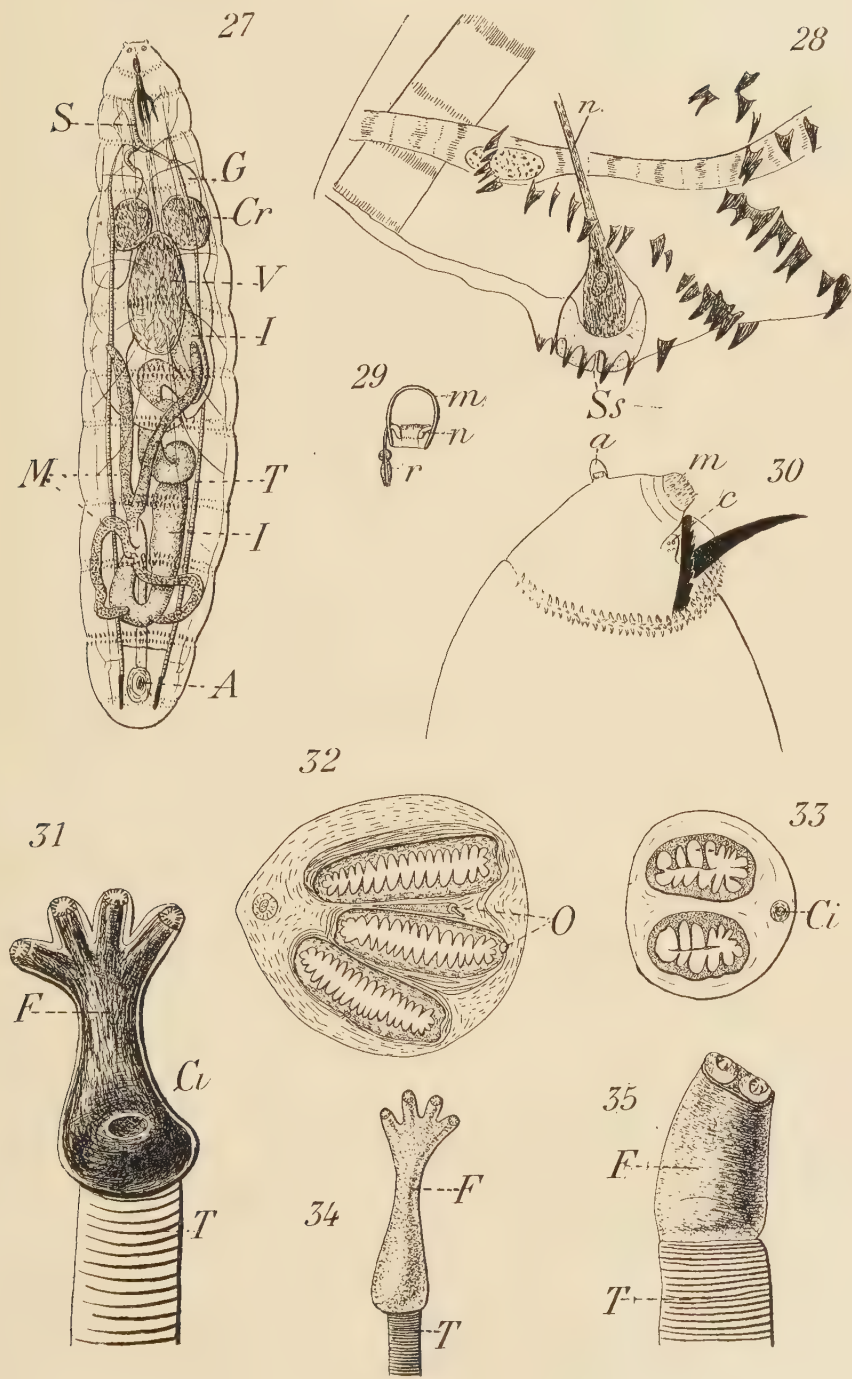
PLANCHE VII

Pollenia rudis

Morphologie de la larve

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII

- Fig. 27. — Larve *primaire* de *Pollenia rudis*, vue par transparence sur le vivant, montrant bien ses organes internes. *S* canal de la glande salivaire ; *G* glande salivaire ; *Cr* ganglions cérébroïdes ; *V* chaîne ventrale condensée ; *I* intestin moyen ; *M* tubes de Malpighi ; *T* troncs trachéens ; *A* anus. $\times 80$.
- Fig. 28. — Papille sensorielle *Ss* d'une larve au *stade III* et crochets chitineux qui entourent cette papille ; *n* nerf aboutissant dans cette papille. $\times 500$.
- Fig. 29. — Antenne de la larve *primaire* de *Pollenia* : *m* partie en cloche ; *n* anneau interne ; *r* racine de l'antenne. $\times 4000$.
- Fig. 30. — Tête de la larve *primaire* de *P. rudis* : *a* antenne ; *m* palpe maxillaire ; *c* organe sensoriel dépendant du nerf maxillaire. $\times 500$.
- Fig. 31. — Stigmate prothoracique de la larve au *stade III* de *P. rudis* : *T* trachée ; *F* chambre feutrée ; *Ci* cicatrice interne. Le stigmate se termine par quatre papilles stigmatiques. $\times 215$.
- Fig. 32. — Stigmate postabdominal du *stade III* vu de face. On voit trois fentes stigmatiques entourées de trois périthrèmes dentés. *O* orifices des glandes péristigmatiques ; à gauche, presque dans l'angle, on voit la cicatrice externe. $\times 260$.
- Fig. 33. — Stigmate postabdominal du *stade II* vu de face, avec deux périthrèmes et deux fentes. *Ci* cicatrice externe.
- Fig. 34. — Stigmate prothoracique du *stade II*, *T* tronc trachéen ; *F* chambre feutrée. Le stigmate se termine par quatre papilles stigmatiques, comme celui du stade III. $\times 260$.
- Fig. 35. — Stigmate postabdominal du stade II vu de profil ; *T* trachée, *F* chambre feutrée. On voit à l'extrémité les deux fentes stigmatiques. $\times 260$.
-



D. KEILIN del

PLANCHE VIII

Pollenia rudis

Armature bucco-pharyngienne

EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII

Fig. 36. — Armature bucco-pharyngienne de la larve *primaire* de *P. rudis* : *A* partie ventrale pharyngienne de la pièce basilaire ; *B* partie dorsale de cette pièce, qui est le sac frontal ; *H* partie antérieure de la pièce basilaire, qui s'isole au stade suivant en pièce en *H* ; *S* canal de la glande salivaire ; *d* future pièce hypo-pharyngienne, ou celle de la lèvre inférieure ; *e* pièce paire qui s'articule avec *f* la pièce paire en brosse ; *g* crochet médian impair dorsal. $\times 269$.

Fig. 37. — Armature bucco-pharyngienne du *stade II*. La pièce *B* se prolonge par la chitinisisation de la partie antérieure du sac frontal en pièce *h*. La pièce en *H* se différencie ; de même la pièce *d* ; *C* crochets pairs ; *e* partie basilaire de ces crochets. $\times 150$.

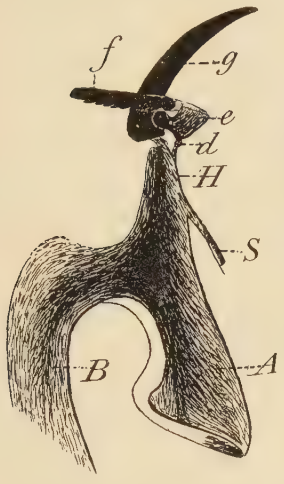
Fig. 38. — Armature bucco-pharyngienne du *stade III* ; mêmes lettres qu'au stade précédent ; il s'ajoute la pièce *i*. $\times 80$.

Fig. 39. — Pièce en brosse vue à part, montrant les dents qui la surmontent.

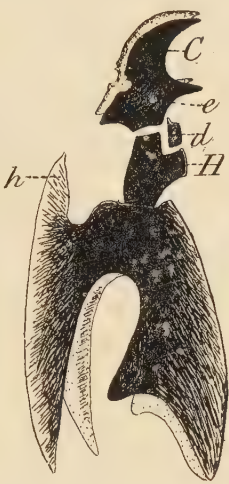
Fig. 40. — Pièce basilaire ou pharyngienne, déployée, extraite d'une puppe après éclosion de l'insecte adulte. $\times 80$.

Fig. 41. — Passage de l'armature bucco-pharyngienne du *stade II* au *stade III*. On voit la coexistence de l'armature du stade II. *A* et les crochets *C* du stade III. La figure permet en même temps de se rendre compte des dimensions respectives de ces organes. $\times 80$.

36



37

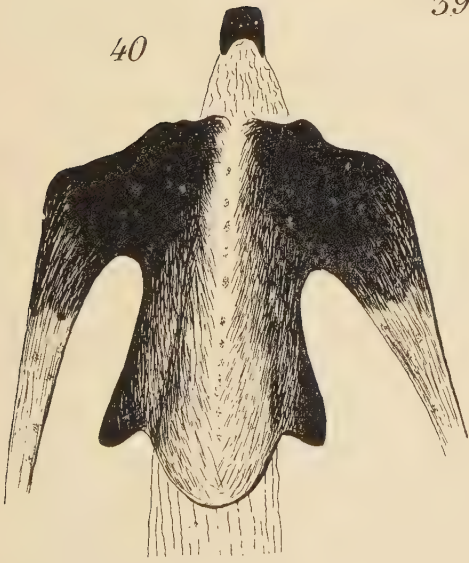


38

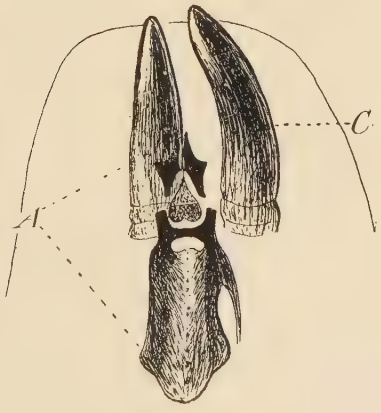


39

40



41



D. KEILIN del

PLANCHE IX

Pollenia rudis

Anatomie de la larve

EXPLICATION DE LA PLANCHE IX

- Fig. 42. — Coupe transversale de la larve de *Pollenia*, au moment de son passage du *stade II* au *stade III*. *C* crochets latéraux du stade II ; *c* cuticule de la base du crochet du stade III ; *E* les deux cellules hypodermiques géantes, qui donnent naissance aux crochets du stade III. C'est le protoplasme de ces cellules qui remplit toute la cavité de ces crochets ; *f* cuticule du fourreau ; *p* cuticule de la peau du stade II. $\times 112$.
- Fig. 43. — Coupe transversale de la larve, passant un peu plus en avant que la précédente. On voit ici bien le fourreau *F* du crochet. La cellule *E*, qui est matrice de la chitine du crochet *C* et la ligne *e* de séparation des protoplasmes des deux cellules qui constituent le crochet. $\times 112$.
- Fig. 44. — Coupe transversale de la même larve, passant par le pharynx : *A* ancienne cuticule pharyngienne ; *U* cuticule récente, sécrétée par la couche hypodermique épaisse *hp*. *R* cavité où flotte l'ancienne armature bucco-pharyngienne. *M* muscles dilateurs du pharynx.
- Fig. 45. — Coupe transversale de la même larve, passant par la région en avant de la coupe précédente (Pour les lettres, voir l'explication de la figure 44).
- Fig. 46. — Papille sensitive de la face ventrale des segments antérieurs de la larve *primaire* de *Pollenia* (vue de profil). $\times 800$.
- Fig. 47. — Papille sensitive de l'extrémité postérieure de la même larve. $\times 800$.
- Fig. 48. — Extrémité postérieure d'une larve *primaire* de *Pollenia* vue par transparence et sur le vivant : *M* muscle releveur du rectum *R* ; *S* papilles sensibles ; *Co* organes chordotonaux tri- et biscolopaux, qui sont en relation avec les papilles sensibles *S*.
-



D. KEELIN del

PLANCHE X

Onesia sepulchralis

EXPLICATION DE LA PLANCHE X

Fig. 49. — Armature bucco-pharyngienne et antennes *a* avec leurs racines *r* de la larve *primaire* d'*Onesia sepulchralis* : *C* crochets latéraux pairs ; *f* pièces latérales homologues à la pièce en brosse de *Pollenia* ; *A* partie ventrale de la pièce basilaire ; *B* partie dorsale de la même pièce ; *H* tronçon antérieur de cette pièce qui se différencie au stade suivant en pièce en *H* ; *h* ruban dorsal de la pièce basilaire. $\times 250$.

Fig. 50. — Larve *primaire* de l'*Onesia sepulchralis* figure d'ensemble, *s* stigmates postabdominaux. $\times 80$.

Fig. 51. — Armature bucco-pharyngienne de la larve *B*, qui est probablement le *stade III* de l'*Onesia* : *A* partie ventrale pharyngienne de la pièce basilaire ; *B* partie dorsale (sac frontal) de la même pièce *H* pièce : intermédiaire ou en *H* ; *d* pièce hypo-pharyngienne ; *C* crochets latéraux. $\times 80$.

Fig. 52. — Antenne de la larve *B*. $\times 260$.

Fig. 53. — Palpe maxillaire de la larve *B*. $\times 260$.

Fig. 54. — Stigmate antérieur de la larve *B* avec la chambre feutrée, le tronc trachéen et les crochets de la peau qui avoisinent les stigmates. $\times 185$.

Fig. 55. — Larve *B* vue par sa face dorsale ; on voit bien les rangées de crochets intersegmentaires. $\times 40$.

Fig. 56. — Stigmates postérieurs, avec la chambre feutrée et le tronc trachéen de la larve *primaire* d'*Onesia*. $\times 185$.

Fig. 57. — Tête et armature bucco-pharyngienne, vues par transparence, de la larve *primaire* d'*Onesia* ; *a* antenne. $\times 185$.

Fig. 58. — Stigmate postérieur de la larve *B*, avec les trois périthrèmes dentés, cicatrice externe et orifices des glandes péristigmatiques 32 (cf. fig. de *Pollenia*). $\times 260$.



D. KEILIN del

PLANCHE XI

Pharynx de larves diverses

EXPLICATION DE LA PLANCHE XI

Lettres communes à toutes les figures :

<i>B</i> paroi ventrale du pharynx.	<i>p</i> lumière du pharynx.
<i>c</i> canalicules entre les côtes.	<i>z</i> partie immobile des côtes.
<i>M</i> muscles dilateurs du pharynx.	<i>y</i> partie flexible des côtes.
<i>m</i> muscles de l'armature bucco-pharyngienne.	<i>S</i> canal de la glande salivaire.

Toutes les figures représentent les coupes transversales du pharynx :

Fig. 59. — Larve du *Muscina assimilis* (saprophage). $\times 140$.

Fig. 60. — Larve de *Pegomyia nigritarsis* (phytophage).

Fig. 61. — Larve de *Syrphus ribesii* (carnivore).

Fig. 62. — Larve de *Chaeromyia chaerophaga* : partie antérieure du pharynx (suceuse du sang). $\times 40$.

Fig. 63. — Larve de *Drosophila ampelophila* (saprophage).

Fig. 64. — Larve de *Chaeromyia chaerophaga* : partie postérieure du pharynx. $\times 90$.

Fig. 65. — Larve de *Urophora* sp. (phytophage). $\times 260$.

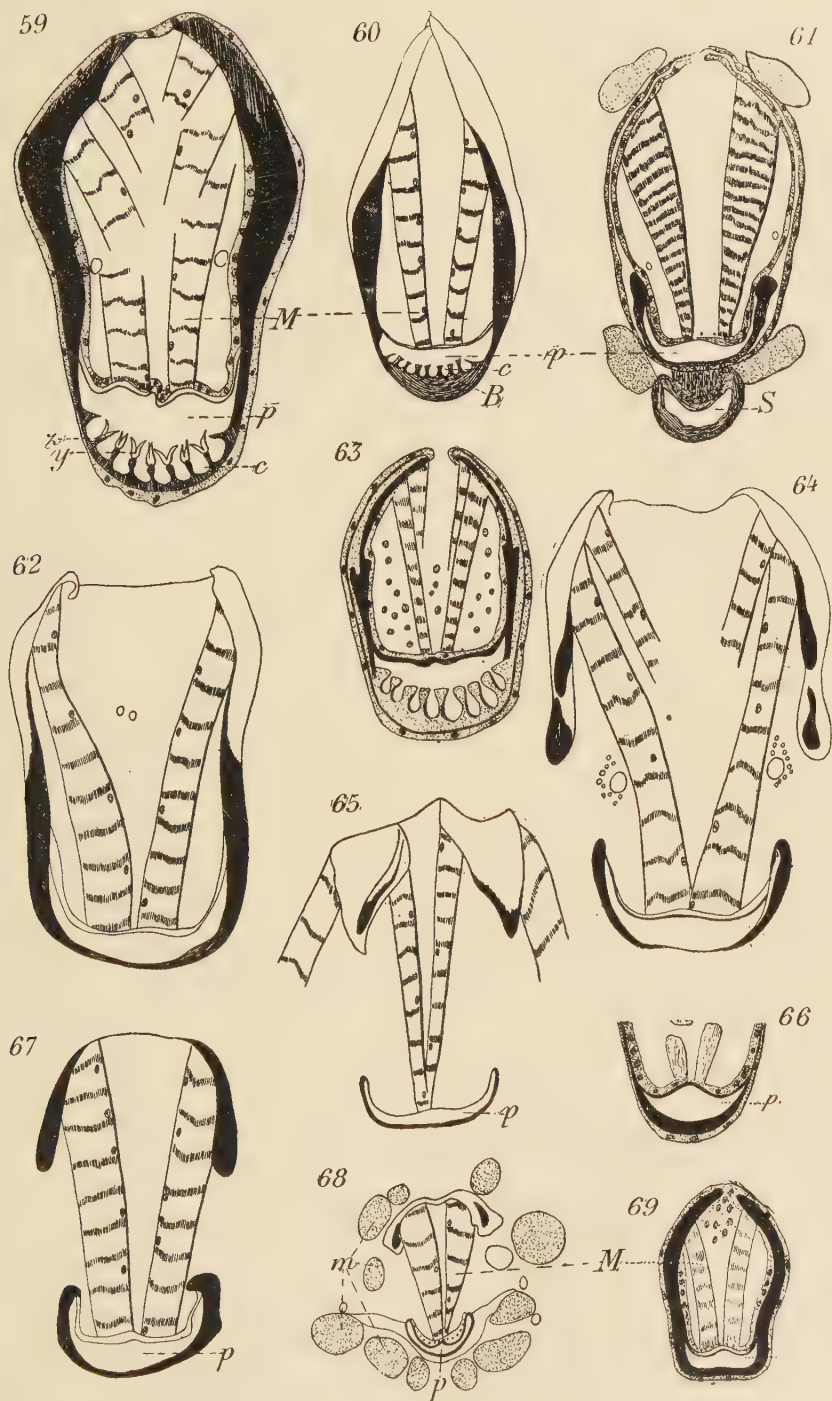
Fig. 66. — Larve de *Trypeta* sp. (phytophage).

Fig. 67. — Larve de *Calliphrys riparia* (carnivore). $\times 260$.

Fig. 68. — Larve de *Leucopis griseola* (carnivore). $\times 260$.

Fig. 69. — Larve de *Phaonia variegata* (carnivore).

Je dois le nom exact de cette mouche à l'obligeance de M. LAMB de l'université de Cambodge.



D. KEILIN del

PLANCHE XII

Lettres communes aux figures des planches XII-XVI,
exceptés les figures 86 et 87, pl. XV.

Armatures bucco-pharyngiennes

Agromyza-Pegomyia

- A*, partie ventrale pharyngienne de la pièce basilaire de l'armature bucco-pharyngienne.
B, partie dorsale de cette pièce (partie étilinisée du sac frontal des larves).
a, antenne.
am, complexe antenno-maxillaire.
C, crochets latéraux paires de l'armature buccale.
c, organe sensoriel ventral de la tête. Il dépend du nerf maxillaire.
d, organe sensoriel vestigial de la patte des larves
F, palpe labial.
Fr, chitine du sac frontal ; dorsal.
G, crochet impair médian dorsal de l'armature bucco-pharyngienne.
hy, pièce hypo-pharyngienne.
H, pièce intermédiaire, ou pièce en *H*, de l'armature bucco-pharyngienne de larves.
i, bâtonnet dorsal de la pièce basilaire.
M, muscle de crochets latéraux.
m, palpe maxillaire.
L, pièce médiane ventrale ou lèvre inférieure.
O, organe sensoriel qui se trouve entre l'antenne et le palpe maxillaire.
S, canal de la glande salivaire.
St, stigmates.
-

EXPLICATION DE LA PLANCHE XII

Fig. 70. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve au *stade III* d'*Agromyza* sp. $\times 210$.

Fig. 71. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve au *stade III* de *Pegomyia winthemi*. $\times 60$.

Fig. 72. — Crochet latéral de cette larve, vu à part. $\times 240$.

Fig. 73. — Armature bucco-pharyngienne de la larve de *P. winthemi* au *stade II*. $\times 150$.

Fig. 74. — Armature bucco-pharyngienne de cette larve au *stade I*. $\times 210$.

Pour les lettres voir la page précédente.



D. KEILIN del

PLANCHE XIII

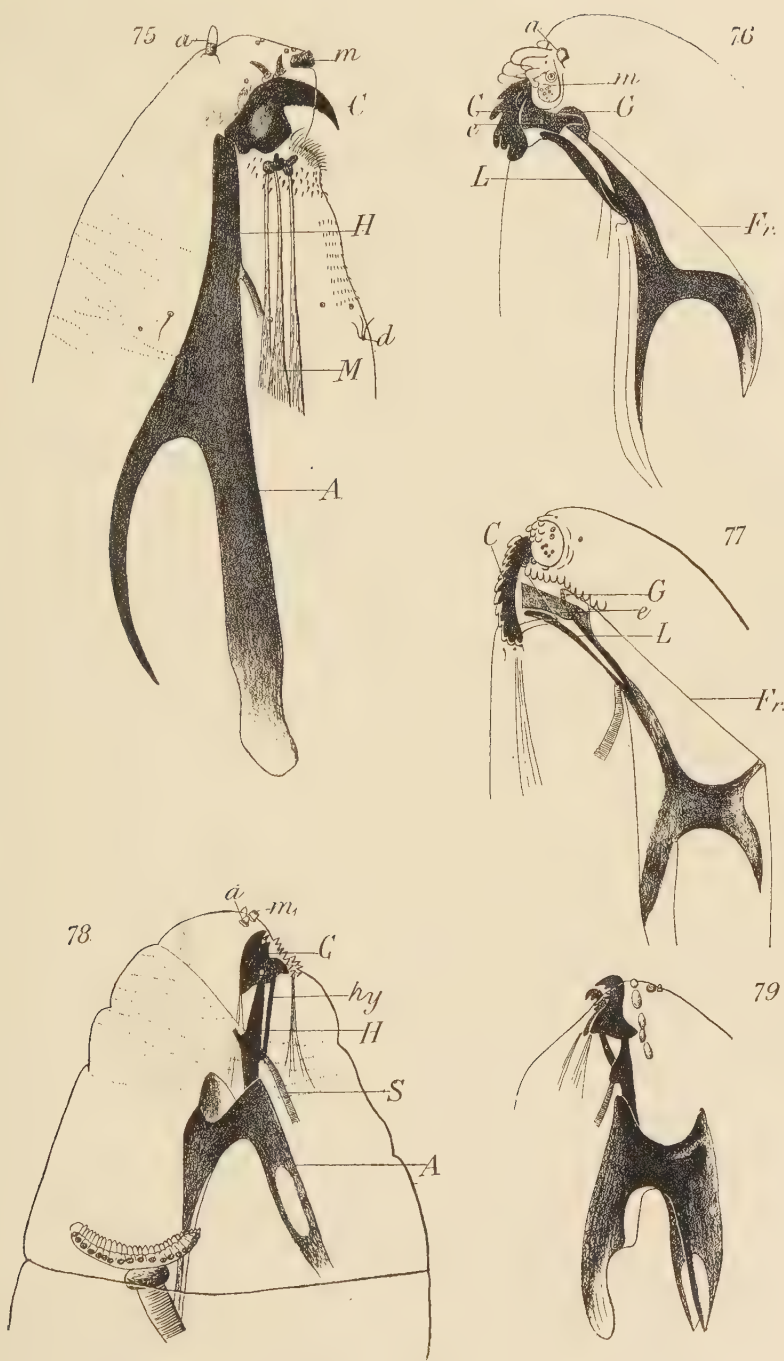
Armature bucco-pharyngienne

Hydrellia, Pegomyia, Acidia

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIII

- Fig. 75. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve au *stade III* d'*Hydrellia* (*Ephydrinae*), parasite de feuilles de *Potamogeton*. $\times 160$.
Fig. 76. — Larve *primaire* de *Pegomyia nigratarsis*; tête et armature bucco-pharyngienne; *e* pièce d'articulation des crochets latéraux avec la pièce médiane ventrale *L*. $\times 160$.
Fig. 77. — Le même organe de la larve *primaire* phytophage de *Pegomyia* *a* *sp.* $\times 160$.
Fig. 78. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve au *stade III* d'*Acidia heracleella*. $\times 60$.
Fig. 79. — Armature bucco-pharyngienne et extrémité antérieure de la tête de la larve au *stade III* de *Pegomyia nigratarsis*. $\times 60$.

Pour les lettres voir la planche XII.



D. KEILIN del

PLANCHE XIV

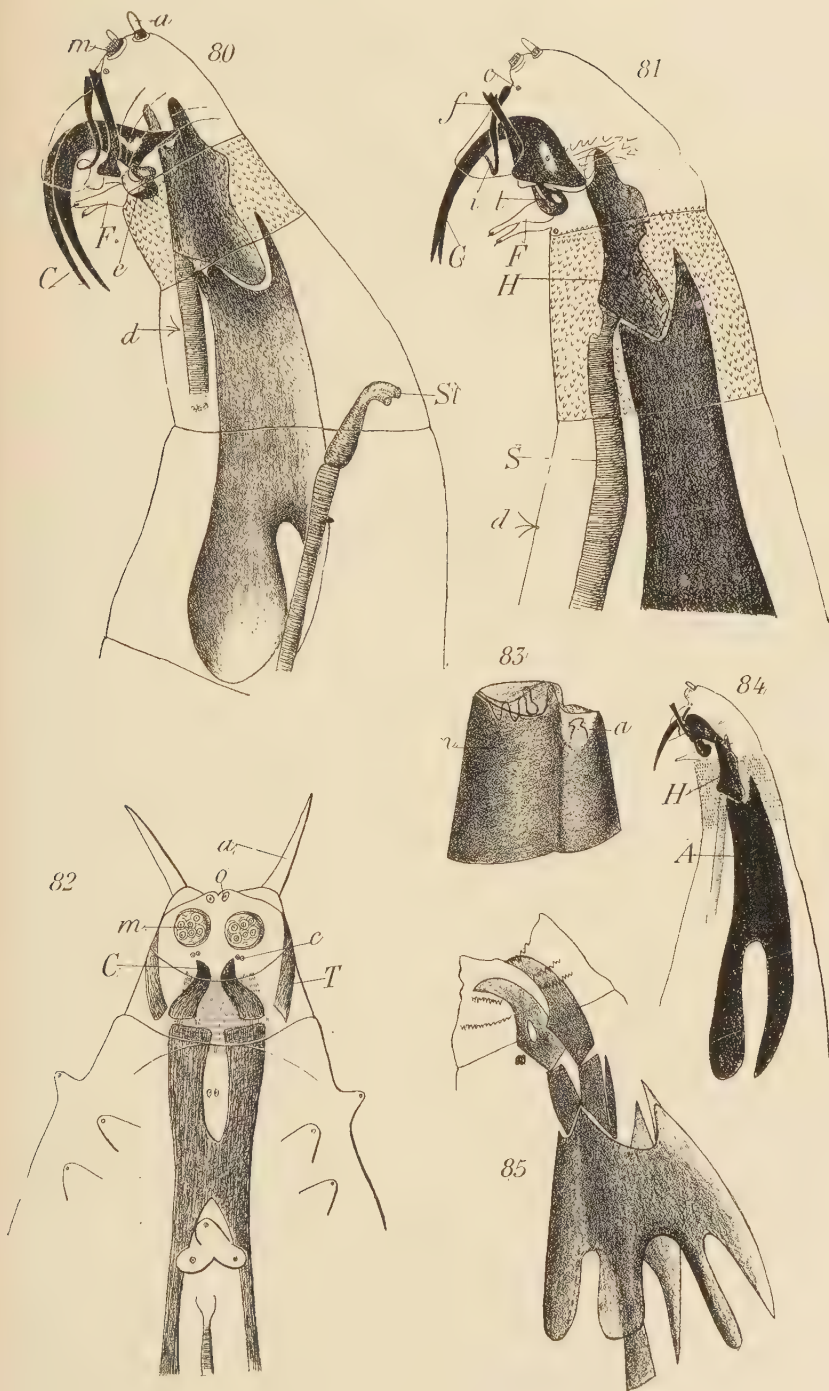
Armatures bucco-pharyngiennes

Calliophrys, Leucopis, Glossina, Auchmeromyia

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIV

- Fig. 80. — Partie antérieure du corps et armature bucco-pharyngienne de la larve *primaire* de *Calliophrys riparia* (carnivore), *e*, *f*, *i* pièce accessoire de l'armature buccale, qui facilite le déclenchement des pièces buccales (voir le texte) $\times 160$.
- Fig. 81. — Mêmes organes de la larve au *stade III*. Ces deux figures montrent l'effacement du dimorphisme larvaire $\times 160$.
- Fig. 82. — Tête et armature buccale de la larve de *Leucopis griseola* (carnivore) vue par sa face ventrale. *T* pièce chitineuse qui contourne la tête de la larve $\times 500$.
- Fig. 83. — Complexe antenno-maxillaire de la larve de *Glossina palpalis* $\times 325$.
- Fig. 84. — Figure d'ensemble de l'armature bucco-pharyngienne de la larve au *stade III* de *Calliophrys riparia*.
- Fig. 85. — Armature bucco-pharyngienne de la larve au *stade III* d'*Auchmeromyia luteola* $\times 37$.

Pour les lettres, voir pl. XII.



D. KEILIN del

PLANCHE XV

Armature bucco-pharyngienne

Aphiochaeta, Phora, Syrphus, Glossina

EXPLICATION DE LA PLANCHE XV

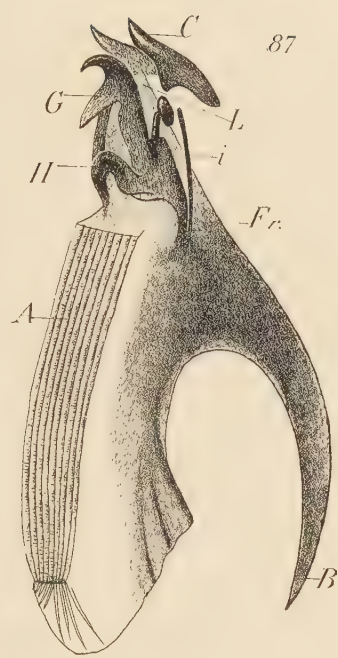
- Fig. 86. — Armature bucco-pharyngienne de la larve d'*Aphiochaeta rupipes* au stade III; on voit le fort développement de la lèvre inférieure *G* et faible chitïnisation de la lèvre supérieure *L* $\times 260$.
- Fig. 87. — Armature bucco-pharyngienne de la larve de *Phora bergensstammi* au stade III. Les deux lèvres sont développées, surtout la lèvre inférieure *G*, qui est transformée en un fort crochet médian ventral $\times 460$.
- Fig. 88. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve de *Syrphus ribesi* L., comprimée entre lame et lamelle. On voit le développement de deux lèvres et surtout de la lèvre supérieure $\times 495$.
- Fig. 89. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve de *Sphacrophoria flaviconda* (Syrphinae) au stade III. On y voit le fort développement des deux lèvres, la présence d'une pièce en peigne *p* et du crochet pair *Cr*, qui n'est pas le crochet latéral *C* de toutes les autres larves $\times 60$.
- Fig. 90. — Armature bucco-pharyngienne de la larve au stade III de *Glossina palpalis*. Cette armature est réduite à la pièce basilaire; les pièces buccales absentes sont remplacées par la forte chitïnisation du complexe antenno-maxillaire $\times 37$.

Pour les têtres, voir l'explication de la planche XII, sauf les lettres *G* et *L* des figures 86 et 87. Dans ces figures ces lettres ont été placées par erreur de la façon inverse. La lettre *G*, au lieu d'indiquer le crochet médian dorsal, indique la lèvre inférieure. La lettre *L*, par contre, marque la lèvre supérieure.

86



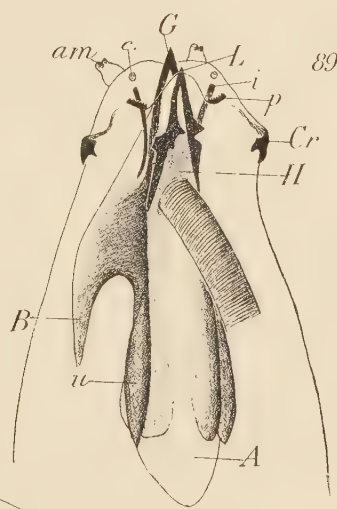
87



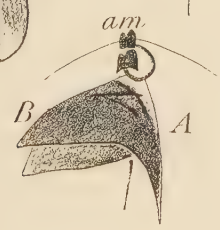
88



89



90



D. KEILIN del

PLANCHE XVI

Armature bucco-pharyngienne

Musca, Drosophila, Hylemyia, Mesembrina, Megerlea

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVI

Fig. 91. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve *primaire* de *Musca domestica*.

Fig. 92. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve *primaire* de *Drosophila ampelophila* $\times 260$.

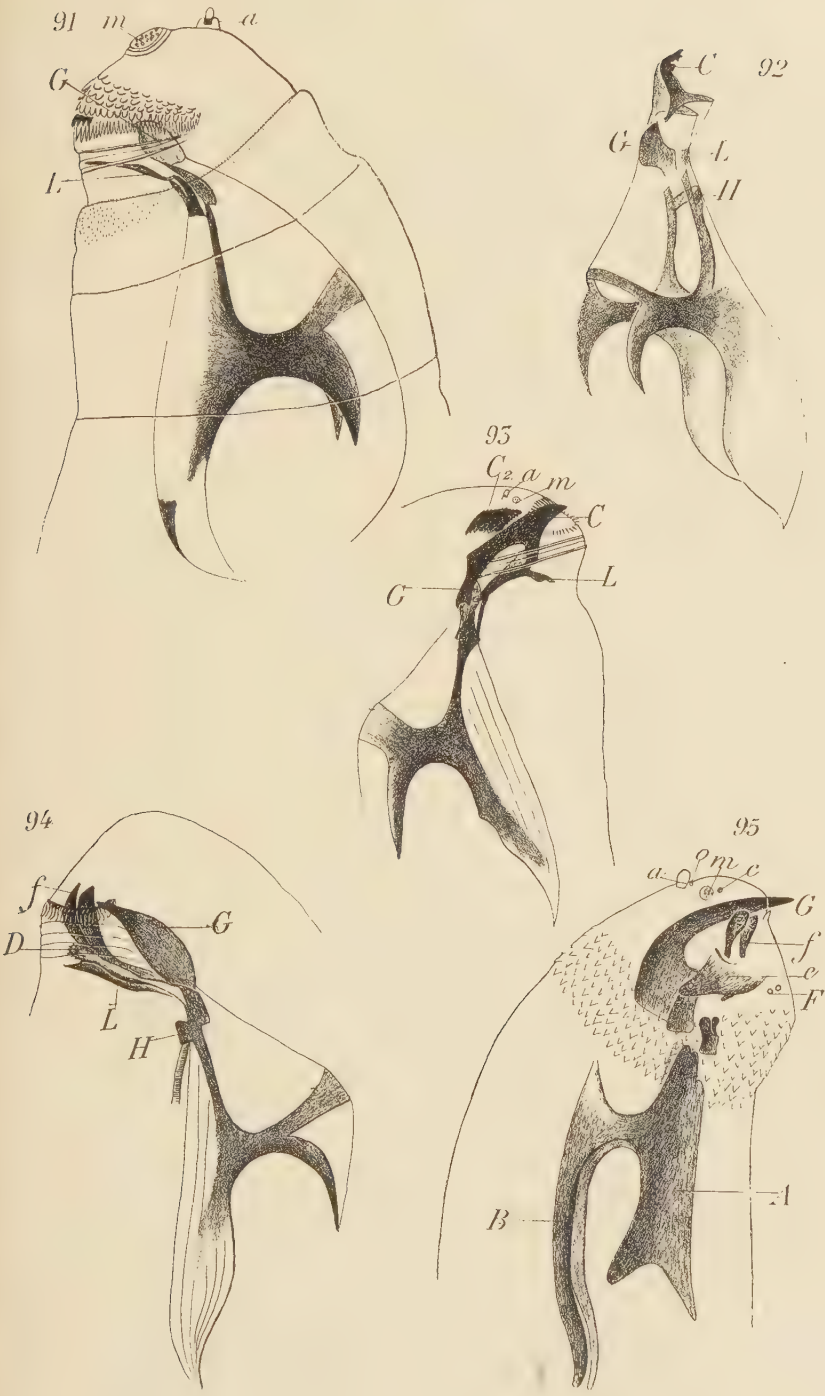
Fig. 93. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve *primaire* de *Hylemyia strigosa* extraite de l'œuf. On voit déjà ici les crochets latéraux C_2 du stade suivant $\times 60$.

Fig. 94. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve *primaire* de *Mesembrina meridiana* $\times 60$.

Fig. 95. — Tête et armature bucco-pharyngienne de la larve *primaire* de *Megerlea* (même lettre que sur la figure... de *Pollenia*) $\times 210$.

Toutes ces figures indiquent le fort développement du crochet médian dorsal chez les larves primaires de Diptères cyclorhaphes.

Pour l'explication des lettres, voir la planche XII.



D. KEULIN del

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — LES CHAMPIGNONS PARASITES DES INSECTES.

Géologie. — LES ARTHROPODES FOSSILES.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 21 juillet 1915.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPELL

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

